
MBL/WHOI
0 0301 0054220 4

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft IV.

Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.

Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1892.

Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.

Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.



Von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1892.



Vorwort.

Anderweitige Verpflichtungen nahmen meine Zeit und meine Kräfte seit einem Jahre sehr in Anspruch, und lag es ursprünglich nicht in meiner Absicht, wissenschaftliche Arbeiten während dieser Zeit in Angriff zu nehmen. Doch es sollte anders kommen, denn es erschienen währenddem Abhandlungen, die das Gebiet behandelten, welches seit Jahren mein grösstes Interesse in Anspruch nimmt. Der Wunsch, in abweichenden Punkten ein eigenes Urtheil zu gewinnen, war zu mächtig, als dass ich ihm hätte widerstehen können. Seiner Erfüllung widmete ich daher alle freien Augenblicke, und so entstanden die beiden Abhandlungen, mit welchen ich jetzt in die Oeffentlichkeit trete. Dieselben sollen den neuen Errungenschaften auf den Befruchtungsgebieten Rechnung tragen, die Summe unserer Erfahrungen auf diesen Gebieten noch erweitern, bestehende Widersprüche, wie ich hoffe, klären helfen.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort V

Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.

Begründung der Aufgabe 1
Belajeff's Veröffentlichung 1
Die Culturen des Cycadeen-Pollens 2
Die Culturen des Coniferen-Pollens und das Verhalten des Pinus-Pollens auf dem Nucellus 4
Belajeff's Angaben für Taxus baccata 4
Das Reifen des Gymnospermen-Pollens 5
Bei Cycadeen 5
Bei Larix 5
Feststellung der Bezeichnungen 6
Das Reifen des Pollens bei anderen Gymnospermen . 7
Die Theilungen können erst auf dem Nucellus erfolgen 7
Mehrzellige Innenkörper werden im Antherenfach gebildet 7
Verhalten von Ginkgo biloba 8
Das Reifen des Pollens bei der Fichte 9
Bei Pinus-Arten 10
Bei Ephedra altissima 10
Bei Welwitsehia mirabilis 11
Bei Gnetum 11
Das weitere Verhalten des Polleninhalts bis zum Augenblick der Befruchtung 12
Belajeff's Angaben für Taxus baccata 12
Eigene Untersuchungen bei Taxus baccata 13
Das Verhalten von Ginkgo 16

Seite
Uebereinstimmungen zwischen Ginkgo und den Cycadeen 18
Das Verhalten der Cupressineen 19
Biota orientalis 19
Juniperus 19
Vergleich mit Taxus 21
Das Verhalten der Abietineen 21
Pinus-Arten 22
Larix europaea 24
Picea vulgaris 25
Keimende Pollenkörner von Welwitschia mirabilis . . 25
Das weitere Verhalten der Zellkerne im Pollenschlauch und die Befruchtung bei Gnetum-Arten 25
Angaben von G. Karsten 25
Deutung dieser Angaben 27
Vergleich mit den anderen Gnetaceen 28
Verhalten der Casuarineen nach Treub 29
Verhalten der Pollenkörner derselben 30
Die systematische Stellung der Casuarineen 30
Zusammenfassung der Resultate über das Verhalten des Pollens bei den Gymnospermen 30
Vergleich mit den Angiospermen 32
Zahl der Chromosomen 34
Zahl der Theilungen in keimenden Pollenkörnern . . 35
Verschiedenheit der Farbenreaction von Spermakernen und Eikernen 36
Farbenreaction der Zellkerne in den Zellen der Adventivkeime 41
Verhalten der Zellkerne in den Pollenkörnern und Pollenschläuchen der Gymnospermen gegenüber den rothblauen Farbengemischen 41

Erklärung der Abbildungen auf Taf. I und II . . . 44

Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.

Nachweis der Attractionssphären und Centrosomen in thierischen Zellen 48
Dieser Nachweis in pflanzlichen Zellen 48
Bau der pflanzlichen und thierischen Attractionssphären 51
Vorschläge zur Terminologie 51
Die Kern- und Zelltheilungsvorgänge bei Sphacelaria scoparia 52
Astrosphären und Centrosomen bei Diatomeen . . . 57

Seite
Ausbildung der Strahlung um die kinetischen Centren im pflanzlichen Protoplasma 57
Theilung der strahlenbildenden Substanz 58
Bedeutung dieser Substanz 59
Zur Charakteristik des Kinoplasma 60
Sein mikrochemisches Verhalten 60
Verhältniss zum Cytohyaloplasma 62
Die Schwärmsporenbildung bei Oedogonium 62
Die farblose Blase um die austretende Schwärmspore 64
Ursprung und Bedeutung der Cilien 65
Befreiung der Schwärmspore 65
Das Zuruhekommen der Schwärmspore und ihre Keimung 66
Bau und Entwicklungsgeschichte der Schwärmspore von Vaucheria sessilis 66
Entwicklungsgeschichte der Schwärmspore von Cladophora 71
Das Freiwerden dieser Sporen 75
Bau der fertigen Schwärmspore 77
Einziehen der Cilien 77
Verhalten anderer nichtcellularer, vielkerniger Thallophyten bei der Schwärmsporenbildung 78
Saprolegnia 78
Chaetomorpha aerea 81
Bryopsis, die grossen und die kleinen Schwärmer . . 82
Hydrodictyon 84
Verhalten cellularer Algen und Pilze, mit einem einzigen Zellkern in der Anlage, bei der Schwärmsporenbildung 85
Ulothrix 86
Die Theilungsvorgänge im Sporangium derselben . . 86
Bildung der äusseren und der inneren Blase 87
Verhältniss der Gameten zu den ungeschlechtlichen Schwärmsporen 88
Das Hervorwachsen der Cilien als allgemeine Erscheinung 89
Verhalten von Sphaerella pluvialis 90
Von Sphaerella Bütschlii 93
Allgemeines über das Verhalten der Schwärmsporen und Verwerthung der Resultate für die Befruchtungsfragen 95
Verringerung der Cilienzahl bei Gameten 96
Beginn der geschlechtlichen Differenzirung bei Ulothrix 96
Verhalten der marinen Cladophoren 98
Verhalten der Ulvaceen 98
Sphaerella Bütschlii 99
Vorgang der Copulation bei Gameten 100

Seite

Fortschreitende Differenzirung der Geschlechtsproducte bei den Algen 101
Rhodophyceen 102
Spermatozoiden von Volvox Globator 103
Sie vermitteln den Uebergang zu den Spermatozoiden der Archegoniaten 104
Untersuchungen von Guignard und Belajeff . . 105
Art der Behandlung 106
Entwicklungsgeschichte und Bau der Spermatozoiden von Chara 107
Doppelfärbung fertiger Spermatozoiden 111
Mikrochemische Untersuchung 112
Vergleich der Spermatozoiden von Chara mit denjenigen von Volvox Globator und mit den Gameten . . . 113
Die Entwicklungsgeschichte der Farn-Spermatozoiden 114
Bau der fertigen Spermatozoiden und deren Färbung 116
Angaben von Schottländer 117
Vergleich der Spermatozoiden der Farne mit denjenigen der Characeen 118
Angaben von Zacharias 119
Entwicklungsgeschichte und Bau der Spermatozoiden der Equiseten 120
Bau der Spermatozoiden von Marsilia vestita . . . 121
Von Pilularia 123
Bewegung der Marsilia-Spermatozoiden 123
Die Spermatozoiden der Muscineen und deren Aehnlichkeit mit den Spermatozoiden der Characeen . . . 124
Bau und Entwicklung der Spermatozoiden von Pellia calycina 124
Von anderen Muscineen 125
Untersuchung der Muscineen - Spermatozoiden aus Herbarmaterial 126
Die Angaben von Schottländer 126
Die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden bei den Muscineen 128
Frühzeitiges Auftreten der Cilien an Spermatozoiden 131
Der Befruchtungsvorgang bei Gymnospermen . . . 132
Der Befruchtungsvorgang bei Angiospermen 133
Verwerthung der Auerbach'schen Angaben über die Doppelfärbungen thierischer Spermatozoiden . . . 136
Lage der Centrosomen in thierischen Spermatozoiden 138
Structurverhältnisse thierischer Spermatozoiden . . . 140
Betheiligung des Kinoplasma am Aufbau thierischer Spermatozoiden 141

Seite
Geringe Menge des bei der Befruchtung eingeführten Kinoplasma 143
Berechtigung der bestehenden Befruchtungstheorien 143
Bedeutung der an dem Befruchtungsvorgang betheiligten Elemente 144
Die Selbständigkeit der Chromosomen 145
Der Werth der in den Chromosomen vertretenen Elemente 150
Der Nutzeffect der Befruchtung 150
Die sog. Reductionstheilungen 151
Das Verhalten der Pflanzen 152
Die gleiche Zahl der sich im Befruchtungsact vereinigenden Elemente 153
Die Verminderung der Chromosomenzahl der Geschlechtsproducte bei den Pflanzen 154
Ueber Parthenogenesis 155

Erklärung der Abbildungen auf Taf. III 158

Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungs-Vorgänge bei den Gymnospermen.

Mit zwei lithographischen Tafeln.

Auf dem Gebiete der Angiospermen hat das Studium der Befruchtung neuerdings so namhafte Fortschritte gemacht, dass gegen dieselben unsere Kenntniss von dem gleichen Vorgang bei den Gymnospermen zurückgeblieben erscheint. Ich sah mich daher schon seit Jahren veranlasst, Untersuchungsmaterial zu sammeln, um mit Hilfe desselben die mir fühlbar gewordene Lücke womöglich auszufüllen. Andere Arbeiten und Verpflichtungen hinderten mich, dieser Aufgabe die nöthige Zeit zu widmen, und auch in nächster Zukunft könnte ich sie in der beabsichtigten Ausdehnung nicht durchführen. Eine im verflossenen Jahre erschienene Abhandlung von Belajeff[1]) „Zur Lehre von den Pollenschläuchen der Gymnospermen" musste mich aber veranlassen, meine älteren Angaben über das Verhalten dieser Pollenschläuche einer erneuerten Prüfung zu unterziehen. Das um so mehr, als in mir selbst inzwischen, auf Grund einiger beiläufiger Beobachtungen an Cupressineen, Zweifel an der Richtigkeit der bisherigen Deutung des Pollenschlauchinhalts erwachsen waren. Meine Untersuchungen bestätigten nun in überraschender Weise die von Belajeff an Taxus baccata gewonnenen Resultate und im Wesentlichen

---

1) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. 1891, Bd. IX, p. 280.

auch die Verallgemeinerung, welche er denselben gab. Das sei zu Beginn dieser Arbeit gleich hervorgehoben.

Dass der sog. Innenkörper der Gymnospermen nicht mit in den Pollenschlauch einwandere, vielmehr an Ort und Stelle schrumpfe, schien besonders für Cycadeen sichergestellt zu sein. Daher stelle ich hier diese gleich in den Vordergrund der Betrachtung. Juranyi[1]) cultivirte seinerzeit Pollen von Ceratozamia longifolia auf „ziemlich saftigen Birnenstücken" und erzielte in solcher Weise gute Schlauchbildung. In dem Schlauch, welchen die grosse Pollenzelle bildete, konnte man auch den Zellkern derselben wiederfinden, und in zwei Fällen, die zur Abbildung gelangten[2]), konnte Juranyi diesen Zellkern sich verdoppeln sehen. In dem Maasse, als sich der Pollenschlauch verlängerte, nahm der Inhalt der Zellen des Innenkörpers, die an Ort und Stelle verblieben waren, ab, um zuletzt beinahe völlig zu verschwinden. — Auch bei meinen Versuchen, den Pollen von Ceratozamia longifolia auf fremdem Substrat zur Schlauchbildung zu bewegen, bewährten sich am besten saftige Birnenstückchen. Diese wurden aber zunächst gekocht und auf solche Weise das Auftreten niederer Organismen zurückgehalten. So kam es, dass die von mir erzogenen Pollenschläuche bis zur neunfachen Länge des ursprünglichen Durchmessers des Pollenkorns heranwuchsen, während Juranyi dieselben, wenigstens den Abbildungen nach zu schliessen, nur etwa halb so lang erhielt. So lange als die Schläuche normal blieben, war ein

---

1) Ueber den Bau und die Entwicklung des Pollens bei Ceratozamia longifolia. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII. 1872, p. 394.

2) l. c. Taf. XXXIV, Fig. 11 und 12.

Schrumpfen der Innenkörper nicht zu beobachten. Die von Juranyi geschilderte Erscheinung beruhte somit auf beginnender Desorganisation. Dieselbe Ursache hat auch das von Juranyi erwähnte allmähliche Schwinden der „Stärkekörner“ im Pollenschlauche. In meinen Culturen waren die gesunden Pollenschläuche mit diesen Stärkekörnern, welche übrigens nicht einfache Körner, vielmehr von kleinen Stärkekörnern erfüllte Stärkebildner sind, bis zuletzt reichlich versehen. Es fehlt die Stärke hingegen, hier wie bei anderen Gymnospermen, stets in den Zellen der Innenkörper. Zwischen den Stärkebildnern des Pollenschlauches ist mit Methylgrün-Essigsäure der Zellkern leicht nachzuweisen. Ein Sichlostrennen der Innenkörper von der Wandung des Pollenkorns und ein Einwandern derselben in den Pollenschlauch gelangte in keinem Falle zur Beobachtung; ebensowenig trat aber unter den Tausenden der geprüften Fälle der Pollenschlauchkern auch nur ein einziges Mal in Theilung ein. Schliesslich begannen die Pollenschläuche stets zu leiden und starben unter Schwinden der Stärke und Schrumpfen des Innenkörpers allmählich ab. — Aus meinen Culturen des Ceratozamia-Pollens ging somit zwar nicht hervor, dass der Innenkörper des Korns in den Pollenschlauch einwandere, wohl aber dass die bestimmte Angabe über ein Schrumpfen desselben auf der Beobachtung krankhafter Erscheinungen beruhe. Ebenso liess sich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Behauptung, es fände eine Theilung der in den Pollenschlauch eingewanderten Zellkerne statt, durch einen Beobachtungsfehler veranlasst worden sei. — Diejenigen Forscher, welche später Gelegenheit hatten, das Verhalten des Cycadeen-Pollens auf dem Nucellus zu verfolgen, prüften nicht weiter sein Verhalten. Die Angabe über die vegetative Natur des Innenkörpers schien in der That

hier so gut fundirt, dass an ihrer Richtigkeit kaum zu zweifeln war.

Bei den Nadelhölzern konnte ich, entgegen älteren Angaben, 1872 feststellen[1]), dass es die ganze Pollenzelle und nicht der Innenkörper ist, die zum Pollenschlauch auswächst. Ich sah auch den Zellkern der grossen Pollenzelle in den Schlauch einwandern, wurde aber in der Deutung des Innenkörpers durch den Umstand getäuscht, dass in allen künstlichen Culturen des Coniferen-Pollens der Innenkörper in ursprünglicher Stellung verharrt. Auch auf dem Nucellus der Pinus-Arten sah ich den Innenkörper im Pollenkorn Monate lang nach der Bestäubung verharren und ihn dort unter Umständen auch schrumpfen, wobei es sich dann freilich um eine Bildungshemmung handelte. Daher bezeichnete ich, in scheinbarer Uebereinstimmung mit den Cycadeen, die Innenkörper des Coniferen-Pollens als vegetative Gebilde. Erst durch Belajeff's Aufsatz wurde hier der Bann gebrochen. Belajeff untersuchte das Verhalten des Blüthenstaubs bei Taxus baccata, und als er dort fand, dass die Befruchtung durch die kleine Zelle des Pollenkorns vollzogen wird, erweiterte er das Resultat ganz allgemein dahin, dass „die grössere Zelle im Pollenkorn der Gymnospermen keine generative, sondern eine vegetative Zelle sei". Ich kann, auf Grund meiner nunmehr fast auf alle Gymnospermen ausgedehnten Untersuchungen, diesen Schluss Belajeff's bestätigen, ausserdem, wie ich denke, noch einige weitere Gesichtspunkte zur Geltung bringen, die für die Beurtheilung der im Pollenkorn der Gymnospermen sich abspielenden Erscheinungen, sowie des Befruchtungsvorganges bei jenen Pflanzen, nicht ohne Werth sein dürften.

---

1) Die Coniferen und die Gnetaceen, 1872, p. 126 ff.

Zunächst stelle ich meine Beobachtungen über das Reifen des Gymnospermen-Pollens hier zusammen.

Mit Hilfe der, eine rasche Orientirung über das Verhalten der Zellkerne so sehr erleichternden Methylgrün-Essigsäure hatte bereits Juranyi[1]) nachgewiesen, dass bei Ceratozamia, Zamia und Ephedra die Zellen des Innenkörpers nach einander durch Theilung der grossen Pollenzelle gebildet werden. Dasselbe konnte ich alsdann für Larix europaea feststellen[2]). Weiterhin bestätigte Guignard, für die in Betracht kommenden Punkte, die Angaben von Juranyi bei Ceratozamia mexicana[3]).

Wie ich das seinerzeit geschildert habe[4]), zerfällt das noch ungetheilte Pollenkorn von Larix europaea durch den ersten Theilungsschnitt in eine grosse und eine kleine Zelle (l. c. Taf. I, Fig. 50). Die kleine Zelle ist biconvex und sitzt dem Innenraume des Pollenkorns an. Ihr Inhalt wird alsbald stark lichtbrechend, ihr Zellkern undeutlich, sie flacht sich zugleich ab. Erst wenn diese Zeichen der Desorganisation sich in ihr einstellten, folgt der zweite Theilungsschritt der grossen Pollenzelle und liefert eine zweite kleine Zelle an derselben Stelle wie die erste (l. c. Fig. 51). Diese zweite kleine Zelle fällt demselben Schicksal anheim wie die erste, worauf die grosse Pollenzelle sich nochmals theilt und einer dritten, weit grösseren und weit stärker vorgewölbten Innenzelle den Ursprung giebt (l. c. Fig. 53). Auch diese dritte Zelle setzt an derselben Stelle der Wand wie die beiden

1) Ueber den Pollen der Gymnospermen, 1884.

2) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884. p. 2.

3) Observations sur le Pollen des Cycadées. Journal de Botanique. 1889, p. 222.

4) l. c. p. 2.



ersten an, und der vorgewölbte Innenkörper folgt nunmehr der Längsaxe des inzwischen ellipsoidisch gestreckten Pollenkornes. Die beiden ersten Zellen schrumpfen schliesslich so zusammen, dass sie nur noch wie Spalten in der Wandung des Pollenkorns erscheinen (l. c. Fig. 54). Die vorgewölbte dritte Innenzelle, die hingegen erhalten bleibt, theilt sich in eine niedrigere, der Wand zugekehrte Stielzelle und eine höhere, von ihr abgekehrte Körperzelle. Später, auf dem Nucellus, zerfällt die Körperzelle nochmals in zwei auf einander folgende Zellen, welche die generativen Zellkerne für die Befruchtung liefern. Somit ist der Innenkörper des Pollenkorns von Larix mit einem Antheridium zu vergleichen. Das Verhalten der ganzen Pollenzelle entspricht demjenigen einer Mikrospore der Gefässkryptogamen. Indem sich die Pollenzelle von Larix theilt und nach einander Zellen abgiebt, wiederholt sie im gewissen Sinne die Theilungsvorgänge, die sich in der Scheitelzelle einer Spore abspielen. Die keimende Pollenzelle von Larix giebt so nach einander Prothalliumzellen ab, von denen die ersten rasch ausser Function gesetzt werden, von denen die letzte sich zum Antheridium ausbildet. Die Scheitelzelle des Pollenkorns wächst aber schliesslich zum Pollenschlauch aus und documentirt auch durch dieses Verhalten noch ihre Natur. Es empfiehlt sich somit kaum, dass ich, wie in meiner älteren Arbeit, die noch ungetheilte und die sich weiter theilende Pollenzelle des Coniferen-Pollens als progam bezeichne; treffender muss jetzt jedenfalls die Bezeichnung „embryonale Pollenzelle“, in dem Sinne wie von embryonaler Substanz gesprochen wird, erscheinen. Diese Bezeichnung würde sich auch auf die Pollenzellen der Angiospermen übertragen lassen. Zum Unterschied von Larix liefert die erste embryonale Zelle dort aber unmittelbar die generative Zelle. Letztere bildet

ihrerseits sofort die generativen Zellkerne, ohne wie bei Larix eine Stielzelle abzugrenzen. Demgemäss entspricht die generative Zelle bei den Angiospermen unmittelbar der Centralzelle eines Antheridiums.

Bei den meisten Gymnospermen theilt sich die embryonale Pollenzelle übrigens auch nur ein Mal und liefert eine kleinere antheridiale und eine grössere embryonale Zelle. Diese Theilung braucht nicht schon im Antherenfache zu erfolgen, sie geht bei zahlreichen Arten erst auf dem Nucellus vor sich. Vertreter einer und derselben Unterfamilie der Coniferen weichen in dieser Beziehung von einander ab. So bleibt bei Taxus baccata der Pollen im Staubfache ungetheilt, einzellig, während er bei Cephalotaxus-Arten, bei Podocorpus, Ginkgo, sich dort bereits theilt. Unter den Cupressineen fand ich die Pollenkörner im Staubfache ungetheilt bei Cupressus- und Juniperus-Arten, während bei Thuja occidentalis, Biota orientalis, Chamaecyparis Lawsoniana die Pollenkörner am gleichen Orte in eine kleinere antheridiale und grössere embryonale Zelle zerlegt waren. Den letztgenannten Pflanzen ganz entsprechend, somit im Pollenfache schon in eine kleinere und eine grosse Zelle zerlegt, zeigten sich die Pollenkörner der untersuchten Taxodineen: Cryptomeria japonica und Sequoia gigantea; ebenso fand ich e i n e vegetative Zelle in dem runden, mit mäandrisch warziger Exine versehenen Pollen von Sciadopitys verticillata. An letzteren schliesst sich in seinem Verhalten der Pollen von Araucaria brasiliensis der Hauptsache nach an.

Wo mehrzellige Innenkörper den Pollenkörnern der Gymnospermen zukommen, werden dieselben stets, soweit meine Erfahrungen reichen, schon im Antherenfache angelegt. Die Entwicklungsgeschichte solcher, wie auch mancher im Endergebniss einzelliger Innenkörper bot in Betreff der

Zahl der angelegten Zellen noch manche Ueberraschung. So gab ich seinerzeit, übereinstimmend mit allen älteren Schilderungen, im ganzen nur zwei Innenzellen für Ginkgo biloba an, während dort thatsächlich drei Innenzellen erzeugt werden. Von diesen drei Innenzellen fällt aber die erste alsbaldiger Resorption anheim. Solange die Temperaturen im Frühjahr, nach begonnener Entfaltung der Knospen, sich unter 10° C halten, oder 10° C nur unwesentlich überschreiten, bleiben die Pollenkörner von Ginkgo biloba einzellig. Sie nehmen trotzdem, aber langsam, an Grösse zu und können sogar aus einem Stadium, in welchem sie zahlreiche grosse, mit Stärkekörnern dicht erfüllte Leucoplasten führen, in einen gleichmässig feinkörnigen, fast stärkefreien Zustand übergehen. Sobald sich Temperaturen von erwünschter Höhe einstellen, folgen die Theilungen in den Pollenkörnern rasch auf einander und zwar nicht nur in den grösseren stärkefreien, sondern auch in den kleineren, noch stärkehaltigen Körnern. Die Innenzellen werden nach einander der Rückenfläche des Pollenkornes angeschmiegt. Die erste abgetrennte flache Prothalliumzelle (Taf. I, Fig. 1 und 2) zeigt alsbald ihre Desorganisation dadurch an, dass ihr Inhalt stark lichtbrechend wird; sie beginnt dann auch einzusinken. Meist erst dann, doch unter Umständen auch schon früher (Fig. 3), folgt der zweite Theilungsschritt, der ebenfalls eine flache Prothalliumzelle liefert (Fig. 4). Ebenso auch ist die dritte Zelle des Innenkörpers gestaltet (Fig. 5, 6, 7). Bei ihrer Anlage pflegt die erste Prothalliumzelle schon sehr abgeflacht zu sein, und im fertigen Pollenkorn erscheint sie meist nur noch als eine kaum merkliche Verdickung an der Pollenhaut. Sie tritt dann nur deutlich bei Anwendung von Methylgrün-Essigsäure hervor, weil sie den Farbstoff aufspeichert. Es kommt vor, dass zwei Prothalliumzellen resorbirt (Fig. 8)

und dann noch zwei bleibende angelegt werden. Ein solches Verhalten wird durch Eintritt der Theilungen in sehr jungen Pollenkörnern entschieden begünstigt. Auch sind mir wiederholt Pollenkörner vorgekommen mit drei erhalten gebliebenen Innenzellen (Fig. 9), denen oft deutlich eine erste resorbirte vorausgegangen war. Endlich habe ich einmal ein Pollenkorn beobachtet, in welchem alle drei Innenzellen erhalten geblieben waren, die erste derselben ausserdem eine Längstheilung erfahren hatte (Fig. 10).

Auch bei der Fichte, Picea vulgaris, ergab die Untersuchung mehr Theilungsschritte im Pollenkorn, als ich bei derselben vermuthen konnte. Merkwürdiger Weise stellte sich dabei eine volle Uebereinstimmung mit der Zahl der Theilungsschritte bei Larix heraus. Der erste Theilungsschritt der embryonalen Pollenzelle liefert bei Picea eine uhrglasförmige, sehr flache Prothalliumzelle und eine grosse embryonale Zelle. Die Prothalliumzelle sitzt der Rückenfläche des Pollenkorns an. Durch einen zweiten Theilungsschritt wird eine zweite, stärker vorgewölbte Prothalliumzelle auf der ersten erzeugt. Stark in den Innenraum des Pollenkorns springt hierauf die dritte Prothalliumzelle vor, die ihre Anfügung auf der zweiten Zelle findet. Die erste und die zweite Prothalliumzelle zeigen alsbald, doch etwas später als bei Larix, Zeichen der Desorganisation. Sie schrumpfen dann zusammen und flachen sich ab. Die erste erscheint schliesslich nur noch als Spalt in der Wandung des reifen Pollenkorns, und auch von der zweiten ist nicht viel mehr zu sehen. Damit ist der Zustand erreicht, wie er durch unsere Figur 11 vorgeführt wird. In der grossen, bleibenden antheridialen Prothalliumzelle spielt sich alsdann der Theilungsvorgang ab, durch welchen sie in eine niedrige Stielzelle und höhere Körperzelle zerlegt wird. Dieser Augenblick ist in unserer

Fig. 11 festgehalten. In dem reifen Pollenkorn liegen die Verhältnisse so, wie sie unsere Figur 12 wiedergiebt, welche das Pollenkorn freilich schon in den ersten Stadien der Pollenschlauchbildung darstellt.

Die Uebereinstimmung im Verhalten von Picea und Larix führte mich dahin, auch das Verhalten der Pinus-Arten, von denen es ja allgemein heisst, dass sie nur eine Innenzelle führen, von Neuem zu prüfen. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung überraschte mich auch hier mit dem Resultat, dass bei Pinus, wie bei Picea und Larix, drei Prothalliumzellen angelegt werden. Von diesen drei Zellen fallen auch bei Pinus die beiden ersten der Resorption anheim. Der einzige Unterschied der Pinus-Arten gegenüber Picea und Larix beruht nur darauf, dass die erhalten bleibende antheridiale Prothalliumzelle weit weniger in den Pollenraum vorgewölbt ist und dass eine Theilung in Stiel- und Körperzelle in derselben zunächst unterbleibt. Das Hinausschieben dieses Theilungsschrittes hängt mit der Verzögerung zusammen, welche der Befruchtungsvorgang bei Pinus-Arten erfährt. Im fertigen Pollenkorn der Pinus-Arten erscheinen die beiden resorbirten Zellen als schmale Membranspalten, die es freilich leicht war bisher zu übersehen. Untersucht habe ich Pinus silvestris, P. Mughus, P. Laricio und P. halepensis. — Die Uebereinstimmung der Entwicklungsgeschichte bei Larix, Picea und Pinus lässt ziemliche Gleichförmigkeit im Verhalten des Abietineen-Pollens erwarten.

Ebenso wie früher schon Juranyi[1]) konnte ich auch feststellen, dass im Pollen von Ephedra altissima die Zellen des verhältnissmässig grossen, eiförmigen Innenkörpers nach einander durch Theilung der embryonalen Pollenzelle ent-

1) Ueber den Pollen der Gymnospermen, p. 14.

stehen. Der Innenkörper ist an dem einen Ende des ellipsoidischen Pollenkorns befestigt und parallel zu dessen Längsaxe orientirt. Er nimmt drei Viertel des Pollenkorns in Anspruch. Das in La Mortola von mir gesammelte Material zeigte im Allgemeinen einen zweizelligen Innenkörper (Taf. II, Fig. 49 und 50). Ausnahmsweise setzte die erste Prothalliumzelle seitlich im Pollenkorn an, wodurch der ganze Innenkörper ungewohnte Lage und Gestalt erlangte.

So wie bei anderen Gymnospermen wird auch bei Welwitschia mirabilis eine Prothalliumzelle im Pollenkorn abgegrenzt. Dieselbe ist nicht an dem einen Ende des Pollenkorns, wie der generative Zellkörper von Ephedra, vielmehr an der Rückenfläche des Pollenkornes befestigt. Die Befestigungsstelle ist sehr schmal und markirt sich durch eine flache Einsenkung des Protoplasten (Taf. II, Fig. 38a und 38b). Die generative Zelle ist abgeflacht, ihr Zellkern liegt in der Mitte. Präparate aus trockenen Pollenkörnern, die mit Nelkenöl aufgehellt werden, zeigen die zarte Wandung der generativen Zelle oft gefaltet. Mit Methylgrün färbt sich nur der Zellkern der generativen Zelle; ausserdem markirt sich durch ihre Färbung die Insertionsstelle dieser Zelle, was die Vermuthung erweckt, es könnte hier eine erste Prothalliumzelle resorbirt worden sein. Den vegetativen Zellkern zur Ansicht zu bekommen, ist meist schwer, da er sich mit Methylgrün nicht tingirt, bei Anwendung von Jodgrünfuchsin oder Methylgrünfuchsin, durch die rothe Färbung des Cytoplasma der vegetativen Zelle aber verdeckt wird. Am besten bringt ihn Nelkenöl zur Anschauung, wo er alsdann als gestreckt-ellipsoidisches Gebilde durch seinen fast homogen erscheinenden Inhalt gegen das körnige Cytoplasma absticht (Fig. 38a und 38b).

Als Ausnahme wäre Gnetum verblieben, falls dort eine

Prothalliumzelle im Pollenkorn wirklich hätte fehlen sollen [1]), doch theilt mir Herr Dr. G. Karsten brieflich mit, er habe neuerdings in ganz reifen Pollenkörnern, kurz vor dem Oeffnen der Antheren, zwei und hierauf drei Zellkerne finden können. Somit dürften auch im Gnetum-Pollen Verhältnisse obwalten, die an diejenigen bei anderen Gnetaceen unmittelbar anschliessen.

Den Angaben von Belajeff [2]) gemäss soll bei Taxus baccata die kleinere Zelle, die bei der Theilung des Pollenkorns auf dem Nucellus entsteht, nicht resorbirt werden, sondern generative Function vollziehen. Diese Zelle theilt sich nach Belajeff in zwei Zellen; die vordere löst sich los und wandert in den Pollenschlauch ein. Ihr folgt alsbald der Zellkern der hinteren Zelle nach, überholt die vordere Zelle und findet sich schliesslich in der Pollenschlauchspitze neben dem Pollenschlauchkern ein. Man finde alsdann in der Pollenschlauchspitze „eine bewegliche Gruppe, die aus einer kleinen Zelle und zwei etwas langgestreckten Kernen besteht; der grössere der letzteren stellt den Kern der grösseren Zelle des Pollenkorns, der kleinere indessen den Kern der hinteren kleineren Zelle dar". In dem stark anschwellenden Ende des Pollenschlauches nehme die wandernde Zelle weiterhin an Grösse zu; ihr Kern theile sich kurz vor der Befruchtung und gebe zwei Tochterkernen den Ursprung, von denen der eine eine centrale, der andere eine stark peripherische Lage erlange. Bei der Befruchtung scheine der centrale Kern der wandernden Zelle, sammt dem

1) G. Karsten. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetum-Arten. Bot. Ztg., 1892, p. 213.

2) l. c. p. 282.

benachbarten Plasma, in die Eizelle einzutreten, während die Membran und die äusseren Schichten des Plasma dieser Zelle, sowie der peripherische Kern derselben, im Pollenschlauch verbleiben. Die freien Kerne des Pollenschlauches wären zu gleicher Zeit nicht mehr aufzufinden.

Auf Grund sehr eingehender Studien kann ich, wie bereits hervorgehoben, die Angaben von Belajeff für Taxus baccata nur bestätigen. Das Object war von Belajeff sehr glücklich gewählt worden; es dürfte das günstigste sein unter den Coniferen. Die noch ungetheilten Pollenkörner beginnen auf dem Nucellus einen Schlauch zu treiben; zugleich geht der Zellkern der embryonalen Pollenzelle eine Theilung ein, wodurch zwei ungleich grosse Zellen entstehen. Die kleinere Zelle, die sich als antheridiale Prothalliumzelle weiterhin zu erkennen giebt, liegt an der von dem Pollenschlauch abgekehrten Seite des Kornes. Sie wird durch eine leicht kenntliche Membran von der austreibenden Zelle abgegrenzt. Der Zellkern der embryonalen Pollenzelle wandert in den Pollenschlauch ein. Zugleich füllt sich letzterer mit grobkörniger Stärke. Das Bild gleicht alsdann unserer Fig. 17, Taf. I. Zwei bis drei Wochen nach vollzogener Bestäubung beginnt die kleine Prothalliumzelle an Grösse zuzunehmen (Fig. 18, 19). Sie dehnt die Wand aus, durch welche sie abgegrenzt wird, und stülpt dieselbe vor. Demgemäss wird diese Wand dünner und behält ihre ursprüngliche Dicke nur an den Ansatzstellen. Die vergrösserte Prothalliumzelle theilt sich hierauf durch eine quere Wand in eine kleinere, hintere Stielzelle und eine grössere, vordere Körperzelle (Taf. I, Fig. 20). Die vordere Körperzelle, die der Centralzelle eines Antheridium in ihren Functionen entspricht, löst sich alsbald von der Stielzelle ab und wandert in den Pollenschlauch ein. Ihr folgt der nackte Zellkern der hinteren Stielzelle, die zu gleicher

Zeit ihre Selbständigkeit aufgab. Dieses Verhalten der Stielzelle ist es, welches eine Lostrennung der generativen Zelle erleichtert. Das Pollenkorn entleert sich nun bald seines Inhalts; die Ränder der die Prothalliumzelle zuvor abgrenzenden Wand sind dann leicht zu erkennen. Sie bilden eine ringförmige Leiste an der gequollenen Pollenhaut. Solange noch ein dünner Primordialschlauch das entleerte Pollenkorn auskleidet, sieht man denselben sich, an dem Membranring vorbei, in den Raum der zuvorigen Prothalliumzelle fortsetzen. In dem inzwischen verlängerten, jedoch noch verhältnissmässig schmalen Pollenschlauche findet man zuvorderst den Pollenschlauchkern, hierauf die gestreckte generative, noch wenig inhaltsreiche Zelle, und endlich den nackten Kern der Stielzelle. Der Pollenschlauch beginnt sich dann an seinem Scheitel zu erweitern, und wie Belajeff richtig beobachtet hat, wandert der Zellkern der Stielzelle alsbald an der generativen Zelle vorbei, um schliesslich an deren vordere Seite zu gelangen. Unsere Bilder Fig. 21a und 21b, 22, 23a und 23b stellen diesen Vorgang dar. So kommt der Kern der Stielzelle in die Nähe des Pollenschlauchkerns, dem er bis jetzt an Grösse nachsteht. Beide Zellkerne sind übrigens durch annähernd gleich grosse Kernkörperchen bereits ausgezeichnet, was durch ihren Aufenthalt in derselben Plasmamasse veranlasst sein mag. Sie werden von Stärkekörnern mehr oder weniger dicht umlagert, während die generative Zelle, hier wie sonst, ohne Stärke bleibt. Hingegen wird diese generative Zelle immer reicher an körnigen Eiweisskörpern und gewinnt zugleich an Grösse. Ihr bis dahin centraler Zellkern rückt in excentrische, von der Pollenschlauchspitze abgewandte Lage. Die beiden freien Zellkerne werden einander weiterhin so ähnlich, dass ihr Ursprung nicht mehr zu erkennen ist. Sie gewinnen völlig gleiche Grösse, wobei

der Pollenschlauchkern oft augenscheinlich an Durchmesser verliert, lagern sich symmetrisch unter der generativen Zelle und rufen dadurch oft genug den Eindruck hervor, als seien sie durch Theilung aus einem Mutterkern hervorgegangen (Fig. 24). Nachdem die Pollenschlauchspitze die Archegonien erreicht hat, erfolgt (in diesem Jahre Anfang Juni) eine Theilung der generativen Zelle. Sie zerfällt, wie Belajeff ganz richtig beobachtet hat, in zwei sehr ungleich grosse Schwesterzellen. Die von der Pollenschlauchspitze abgekehrte dieser beiden Zellen ist ganz klein und flach und von ihrem Zellkern fast vollständig erfüllt. Die der Pollenschlauchspitze zugekehrte Zelle ist um das Vielfache grösser, mit grossem centralen Zellkern und reichem plasmatischen Inhalt versehen (Taf. I, Fig. 25a und 25b). Da die generative Zelle erst kurz vor der Befruchtung sich theilt, so sind Zustände, welche die beiden Zellen zeigen, nicht eben häufig. Dass Belajeff diesen Theilungsvorgang nicht übersehen hat, spricht somit für dessen nicht geringe Beobachtungsgabe. Der Zellkern der grossen generativen Zelle ist es, der die Befruchtung vollzieht. Diese Zelle drückt sich zu diesem Zwecke einem Archegoniumhalse an, und ich sah dieselbe in manchen Präparaten in den Archegoniumhals sogar vorgestülpt. Nachdem ihr Zellkern, der „Spermakern“, in das Ei übergetreten ist, erscheint die generative Zelle entsprechend entleert. Die körnigen Proteïnstoffe, mit denen sie angefüllt war und die mit Jodlösung gelbbraune Färbung annahmen, sind wohl als Nährstoffe mit in das Ei übergegangen; ein Theil des Cytoplasmanetzes bleibt aber in der generativen Zelle zurück und setzt sich als Maschenwerk an die ebenfalls zurückbleibende Hautschicht an. Dass mit dem Spermakern die zugehörigen Centrosomen als lebendige Bestandtheile des Cytoplasma in das Ei eingetreten sind, lässt sich wohl nicht

bezweifeln. Dieselben zu beobachten, gelingt hier aber bei den dichten, körnigen Inhaltsmassen nicht. Die beiden freien Zellkerne des Pollenschlauches werden vor dem Eintritt der Befruchtung desorganisirt; ich beobachtete sie in verschiedenen Zuständen des Schwindens. Ihre Substanz mag ebenfalls bei der Ernährung des Eies Verwendung finden. Die kleine Schwesterzelle der generativen Zelle verschwindet, wie auch Belajeff angiebt, erst nach der Befruchtung. Der in das Ei eingedrungene Spermakern steht dem Eikern an Grösse nach. Eine Verschiedenheit in der Menge activer Kernsubstanz zwischen Eikern und Spermakern anzunehmen, liegt aber kein Grund vor. Ja, das Gegentheil lässt sich annehmen, sobald man die nun folgenden Theilungen des Keimkerns in's Auge fasst, welche zeigen, wie gering im Verhältniss zu der Grösse der Zellkerne die Substanz der Chromosomen hier ist. Denn bei Taxus wie bei anderen Coniferen bildet der Keimkern nur eine kleine Kernspindel, in welcher die Kernplatte durch Chromosomen repräsentirt wird, die nur einen Bruchtheil der Gesammtmasse des Kerninhalts ausmachen.

Von ganz besonderer Bedeutung schien es mir, das Verhalten der Pollenkörner von Ginkgo auf dem Nucellus zu verfolgen. Dieser Wunsch war in mir um so reger, als es mir trotz aller Mühe nicht gelang, brauchbares Material bestäubter Cycadeen zu erlangen. Was ich von solchem untersuchen konnte, zeigte sich entweder zu unrichtiger Zeit oder mit unbrauchbarem Pollen bestäubt. Dank der Güte des Herrn Dr. R. v. Wettstein, der mich von Mitte Juni an bis Anfang September fast alle 14 Tage mit Samenanlagen von dem reichlich fructificirenden Baume des Wiener botanischen Gartens versorgte, war es mir möglich, das Schicksal der beiden Prothalliumzellen im Pollenkorn von Ginkgo sicher und vollständig bis dahin zu verfolgen. Weiterhin bleiben

meine Beobachtungen noch lückenhaft, da trotz sehr reichlichen, durch die Güte der Herren Prof. J. Müller und Prof. Chodat aus Genf erhaltenen Materials das Auffinden der folgenden Zustände in hinreichender Anzahl auf Schwierigkeiten stiess. Daher habe ich auch in meinen Tafeln nur die Zustände bis Mitte August aufgenommen, die Veröffentlichung der späteren, bis zur Befruchtung, auf spätere Gelegenheit verschiebend. — Mitte Mai erfolgt die Bestäubung. Die Pollenkörner gelangen, wie bei Cycadeen, in eine wohlentwickelte Pollenkammer und treiben alsbald kurze Schläuche in das Gewebe des Nucellus. Die embryonalen Zellkerne wandern in diese Schläuche ein. Dann aber hält die weitere Entwicklung still, und alle Thätigkeit wendet sich der Fertigstellung des weiblichen Apparates zu. Der Embryosack füllt sich mit Gewebe und legt Mitte Juli die Archegonien an. Währenddem sind die beiden Prothalliumzellen im Pollenkorn stärker angeschwollen, so wie es die Figuren 11 und 12 (Taf. I) zeigen. Diese beiden Zellen gleichen jetzt auffallend dem Innenkörper eines Cycadeen-Pollens. Ende Juli hatten die Samenanlagen ihre definitive Grösse annähernd schon erreicht und begannen nun aus den inneren Theilen ihres fleischigen Integuments die harte Kernschale auszubilden. Auf diesem Entwicklungszustand ist der Nucellus bereits zu einer papierdünnen Haut gedehnt, an welcher ein vorspringender, an seiner Spitze gebräunter Höcker den ursprünglichen, die Pollenkammer bergenden Scheitel angiebt. In diesem Nucellarhöcker sind die Pollenschläuche aufzusuchen. Mitte August findet man die Prothalliumzellen in den Pollenkörnern so, wie es unsere Figur 13 zeigt, vergrössert. Trotzdem jetzt eine feste Schale um die inneren Theile der Samenanlage ausgebildet ist, leidet der Inhalt der Pollenkörner vielfach durch den Transport und macht

eine Häufung der Beobachtungen nöthig, um die veränderten Zustände sicher von den normalen zu unterscheiden. So zeigt es sich denn, dass in der zweiten Hälfte des Septembers die vordere der beiden Prothalliumzellen in eine Körperzelle und eine Stielzelle zerfällt, während die äussere Prothalliumzelle gewöhnlich ungetheilt bleibt. Die Körperzelle entspricht der Centralzelle eines Antheridiums, sie schwillt zum mehr als Doppelten noch an, und in demselben Maasse vergrössert sich ihr Zellkern. Hierauf erfährt diese Centralzelle schon vielfach eine quere oder schräge Theilung, wodurch zwei generative Zellen geschaffen werden. Die Stielzelle des Antheridiums scheint sich nur unter Umständen zu theilen. Dann geben Stielzelle und erste Prothalliumzelle ihre Selbständigkeit auf, und die befreite generative Zelle wandert in den Pollenschlauch ein. In diesem liegen grosse Stärkekörner und lässt sich der embryonale Zellkern auch auffinden. Die Befruchtung erfolgt, wie ich das schon vor Jahren feststellen konnte [1], erst in der zweiten Hälfte des Octobers, sie kann auch getrennt vom Baume, in scheinbar reif geernteten Samenanlagen vor sich gehen. Zwischen Bestäubung und Befruchtung liegen hier über fünf Monate; fast vier Monate verharren die Prothalliumzellen an ihrer ursprünglichen Stelle im Pollenkorn. Die Keimentwicklung findet unter allen Umständen erst in den von ihrer Mutterpflanze getrennten Samenanlagen statt, eine Erscheinung, die auch bei den Samenanlagen der Cycadeen häufig ist [2]. Endlich zeigt

---

1) Coniferen und Gnetaceen, p. 292.

2) Warming, Recherches et remarques sur les Cycadées, Overs. over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forh., 1877, p. 19 (4), und Contributions à l'hist. nat. des Cycadées, ebendas., 1879, p. 11 (3). Treub, Recherches sur les Cycadées, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. IV, 1884, p. 2.

auch die Keimentwicklung selbst bei Ginkgo und den Cycadeen grosse Uebereinstimmungen [1]). So ist denn wohl zu erwarten, dass auch die Prothalliumzellen der Pollenkörner bei den Cycadeen in ihrer Weiterentwicklung nicht wesentlich von Ginkgo abweichen dürften.

Die Cupressineen stimmen in ihrem Verhalten mit Taxus zunächst überein. Es verursacht aber in dem Anfangsstadium grössere Mühe, den Pollenschlauch im Nucellus zu verfolgen, weil er sehr schmal ist. Bei Biota orientalis gelangen die bereits getheilten Pollenkörner auf den Nucellus; dort schwillt die kleine Prothalliumzelle ganz wie bei Taxus an und erfährt eine quere Theilung. Im Gegensatz zu Taxus ist aber bei Biota die vordere der so entstandenen beiden Schwesterzellen kleiner als die hintere (Taf. I, Fig. 26). Dann trennt sich auch hier die vordere Zelle von der hinteren ab und wandert in den Pollenschlauch ein, wohin ihr gleichzeitig der Zellkern der hinteren Zelle folgt. Dieser hintere Zellkern bewegt sich, wie bei Taxus, an der vorderen Zelle vorbei (Taf. I, Fig. 27a, 27b, 28, 29 und 30), um schliesslich in die Nähe des Pollenschlauchkerns zu gelangen. Beide freien Kerne lagern sich neben einander an der vorderen Seite der generativen Zelle und sind auch nach ihrem Ursprung hier bald nicht mehr zu unterscheiden. — Genau ebenso ist das Verhalten der Juniperus-Arten, wenn wir von dem Umstand absehen, dass sie mit noch ungetheilten Pollenkörnern auf den Nucellus gelangen. Unsere Figur 32, Taf. II für Juniperus virginiana zeigt den Augenblick an, wo der freie Zellkern der Stielzelle die generative Zelle überholt hat und in die Nähe des Pollenschlauchkerns tritt.

---

1) Vergl. Coniferen und Cycadeen, p. 312; Warming's erste Abhandlung, p. 24 (9); und Treub, l. c. p. 9

Beide freien Zellkerne lagern sich dann symmetrisch und werden so ähnlich, dass der Gedanke, sie seien Theilungsproducte einer Mutterzelle, dem Beobachter sich immer wieder aufdrängt (Taf. II, Fig. 34). Nachdem der Pollenschlauch die Archegonien erreicht hat, theilt sich bei Juniperus virginiana die generative Zelle in zwei gleiche Schwesterzellen (Taf. II, Fig. 35). Eine ebensolche Theilung stellte ich auch für Biota orientalis fest, und so lässt sich annehmen, dass sie auch bei anderen Cupressineen stattfindet. Die Feststellung dieses Sachverhaltes bei Biota orientalis verursacht einige Mühe, denn während bei Juniperus virginiana die betreffenden Bilder sich scharf markiren, sind sie bei Biota orientalis nur blass und undeutlich und meist weniger scharf gegen die Umgebung abgesetzt. Auch schwillt bei Biota orientalis der Pollenschlauch nicht so stark an seiner Basis an und wird somit auch nicht so leicht auf den Schnitten geöffnet oder blosgelegt. Bei Biota orientalis tritt aber, wie bei Juniperus virginiana, die Zweitheilung der generativen Zelle stets ein und sie liefert bei beiden Pflanzen völlig gleiche Theilungsproducte. Die beiden generativen Schwesterzellen pflegen bei Biota wie bei Juniperus (Taf. II, Fig. 35 und 36) meist neben einander, seltener über einander (Fig. 37) zu liegen. Augenscheinlich entspricht jener Theilungsvorgang bei den Cupressineen dem Theilungsschritt, den auch die generative Zelle von Taxus kurz vor der Befruchtung ausführt. Dort entstehen aber auf diese Weise zwei sehr ungleich grosse Schwesterzellen. Das liesse sich daraus erklären, dass bei Taxus jeder Pollenschlauch nur ein Archegonium zu befruchten hat, während bei Cupressineen beide generative Zellen für zwei benachbarte Archegonien Verwendung finden können, doch ist uns auch bei Ginkgo dieselbe Zweitheilung der ersten generativen Zelle wie bei Cupressi-

neen entgegengetreten, ungeachtet auch bei Ginkgo, wie bei Taxus, derselbe Pollenschlauch nur ein Archegonium befruchten kann. Aehnliches werden wir bei Abietineen wiederfinden, so dass bei Taxus eben ein besonderer Fall, im gewissen Sinne eine weitergehende Anpassung, mit Reduction des überflüssigen Elementes, vorliegt. — Nachdem die generative Zelle sich getheilt hat, schwinden bei Juniperus virginiana alsbald die beiden freien Zellkerne. So fehlten sie bereits in dem durch unsere Figur 36 dargestellten Präparate, waren hingegen noch in dem Präparate unserer Figur 37, jedoch in Desorganisation begriffen, zu sehen. Dann folgt ein Sichanlagern der beiden generativen Zellen an die Archegonienhälse, beziehungsweise ein Sichvorstülpen in dieselben und der Uebertritt der generativen Zellkerne, welche, gemäss der früher von mir veröffentlichten Abbildungen, in den Eiern wiederzufinden sind [1]). Der Grössenunterschied zwischen dem Spermakern und dem Eikern fällt hier noch mehr als bei Taxus in die Augen; wie gering aber die Menge der die Kernplatte bildenden Kernsubstanz im Verhältniss zu der gesammten Kernmasse ist, haben gerade für Juniperus virginiana schon meine älteren Beobachtungen gezeigt [2]). Die Annahme, dass verschiedene Mengen von Kernfadensubstanz hier in den Befruchtungsact eingehen sollten, ist somit durchaus zurückzuweisen.

Für die Abietineen kann ich nur weit unvollständigere Angaben machen, was zum Theil durch die Schwierigkeit der Untersuchung, zum Theil durch die zufällige Ungunst des eingelegten Beobachtungsmateriales veranlasst ist. Die wichtigsten Punkte dürften aber klargelegt erscheinen.

---

1) Angiospermen und Gymnospermen, Taf. XVI.

2) Vergl. ebendas., Taf. XVII, Fig. 13, 14.

Bei Pinus silvestris hat das fertige Pollenkorn, wie wir es zuvor gesehen, nur eine relativ kleine Prothalliumzelle aufzuweisen, die einzige, die von den drei angelegten Zellen übrig bleibt. In den Pollenschlauch, der gleich nach vollzogener Bestäubung auf dem Nucellus gebildet wird, wandert der embryonale Zellkern ein. Die Prothalliumzelle verharrt an Ort und Stelle (Taf. II, Fig. 41). Dort bleibt sie bis zum nächsten Frühjahr. Der Pollenschlauch strotzt von Stärke. Wie Pinus silvestris verhalten sich alle von mir untersuchten Pinus-Arten: Pinus halepensis Mill., P. Mughus Scop., P. Laricio Poir., P. excelsa Wall., P. Strobus L., P. canariensis Ch. Sm., P. Picea L. Um welchen Zeitpunkt des Frühjahrs die Prothalliumzelle des Pollenkorns in erneute Thätigkeit tritt, vermag ich nicht anzugeben. Es fehlen mir die entsprechenden Entwickelungszustände. Es dürfte das aber aller Wahrscheinlichkeit nach erst Ende Mai geschehen. In der zweiten Hälfte des Mai füllt sich der Embryosack der vorjährigen Zapfen mit Prothalliumgewebe an und bildet seine Archegonien aus. Ich nehme nun vorläufig an, dass zu gleicher Zeit die antheridiale Prothalliumzelle des Pollenkorns anschwillt, sich wie bei den anderen Abietineen in eine Stielzelle und eine Körperzelle theilt, letztere dadurch, dass die Stielzelle ihre Selbständigkeit aufgiebt, frei wird und in den Pollenschlauch einwandert. — Sind die Archegonien ausgebildet, so dringt auch die Pollenschlauchspitze tiefer in das Gewebe des Nucellus ein, und da ihr Inhalt stärkeärmer geworden ist, so lässt sich leichter ein Einblick in denselben gewinnen. Man stellt demgemäss jetzt die Existenz von zwei noch zusammenhängenden generativen Zellen fest, die augenscheinlich aus der Theilung einer einzigen hervorgegangen sind. Von diesen beiden Schwesterzellen fand ich die vordere constant etwas grösser als die hintere (Fig. 43).

Beide Zellen sind von ihrem grossen, grobkörnig erscheinenden Zellkern fast vollständig erfüllt. Vor diesen generativen Zellkernen kann man den grossen, mit grossen Kernkörperchen versehenen Pollenschlauchkern wiederfinden. In seiner Nähe findet man auch noch einen zweiten, inhaltsarmen, meist unregelmässig contourirten, in verschiedener Rückbildung begriffenen Zellkern vor, den ich für den Zellkern der Stielzelle halte. Während ihres Vordringens ins Gewebe des Nucellus zeigt die Pollenschlauchspitze einen eckigen Umriss, der durch die Gestalt der verdrängten Zellen bestimmt ist (Fig. 43). Das ganze untere Ende des Pollenschlauches führt reichlich Stärke. In den ersten Junitagen hat die Pollenschlauchspitze den Embryosack erreicht (Fig. 42, 43) und schwillt dort etwas an. Dann lagern sich die beiden generativen Zellen dicht über den Embryosackscheitel. Im Besonderen kommt die grössere der beiden generativen Zellen wohl stets, wie mir schien, über der Mündungsstelle des Kanals zu liegen, der auf den Archegoniumhals führt. Die beiden freien Zellkerne des Pollenschlauchs sind jetzt über oder neben den generativen Zellen wiederzufinden (Fig. 44). Noch vor Mitte Juni dringt der Zellkern der grösseren generativen Zelle, von einem Theile des Cytoplasma und jedenfalls auch seinen Centrosomen begleitet, in das Ei ein. Dieser Spermakern steht hier an Grösse dem Eikern noch mehr als bei Taxineen und Cupressineen nach. Der Eikern ist hier eben im Verhältniss noch reicher an Reservestoffen. Den Zellkern der zweiten generativen Zelle habe ich nie mit dem Eikern verschmelzen sehen, wohl aber tritt er nicht selten in das Ei mit ein. Auch der sonstige Inhalt des Pollenschlauches wird für die Ernährung des Eies verwerthet. In allen Fällen scheint bei Pinus silvestris, die ich früher nicht eingehender untersucht hatte, der Keimkern sich in seiner

ursprünglichen Lage zu theilen; erst seine Theilungsproducte bewegen sich nach dem organischen Scheitel des Eies. So giebt auch Goroshankin an, dass bei Pinus Pumilio der Keimkern sich schon theilt, während er nach dem Grunde des Eies wandert[1]). Aus den Abbildungen in Goroshankin's russischer Abhandlung über den Befruchtungsprocess bei den Nacktsamigen[2]) lässt sich entnehmen, dass der Spermakern dort ebenfalls dem Eikern an Grösse sehr bedeutend nachsteht[3]). Die Theilungsspindel, die aus dem Keimkern bei Pinus silvestris hervorgeht, ist im Verhältniss zu dessen Grösse auffallend klein, beweist somit wieder, wie gering die Menge activer Kernsubstanz in diesen Kernen ist.

Die Pollenkörner von Larix europaea beginnen erst einige Wochen nach vollzogener Bestäubung zu treiben. Während jener Zeit verquillt ihre Exine. In diese ist der Rest der ersten Prothalliumzelle eingeschlossen, der somit gleichzeitig schwindet. Daher findet man an den austreibenden Pollenkörnern nur noch den Rest der zweiten Prothalliumzelle vor. Der Schlauch, den die Pollenkörner von Larix bilden, ist sehr schmal und daher schwer zwischen den Zellen des Nucellus zu verfolgen. Der embryonale Pollenkern wandert in denselben ein. Dann beginnt die grosse Antheridialzelle sich zu theilen. Dieser Theilungsvorgang bildet eine vordere kleinere und eine hintere grössere generative Zelle (Taf. II, Fig. 46). Die Stielzelle des Antheridiums giebt hierauf ihre

1) Ueber den Befruchtungsprocess bei Pinus Pumilio, Strassburg 1883.

2) Ueber die Korpuskeln und den Befruchtungsprocess bei den nacktsamigen Pflanzen, Moskau 1880.

3) l. c. Taf. IX.

Selbständigkeit auf, und beide generative Zellen setzen sich in Bewegung (Fig. 47). Sie wandern nach einander, sich entsprechend streckend, in den Pollenschlauch ein (Fig. 48). Der Kern der Stielzelle, der etwas desorganisirt aussieht, folgt den generativen Zellen rasch (Fig. 48). Die Kerne der generativen Zellen bleiben zunächst verhältnissmässig klein (Fig 46).

Bei Picea vulgaris sieht man die grosse Antheridialzelle sich ebenfalls schon im Pollenkorn theilen. Die vordere generative Zelle ist auch bei Picea kleiner als die hintere. Die Lostrennung dieser beiden Zellen wird durch Auflösung der Stielzelle bewirkt (Taf. I, Fig. 13). Die Kerne der generativen Zellen sind gross und grobkörnig, ähnlich wie bei Pinus.

Es wurde schon angegeben, dass im reifen Pollenkorn von Welwitschia mirabilis eine Prothalliumzelle vorhanden ist, ausserdem ein flacher vegetativer Zellkern sich nachweisen lasse. Keimende Pollenkörner auf dem Nucellus zeigten auch den vegetativen Zellkern sehr deutlich, nunmehr abgerundet und mit Kernkörperchen versehen. Der vegetative Zellkern tritt in den Pollenschlauch ein, und ihm folgt alsbald die generative Zelle, die sich von ihrer schmalen Befestigungsstelle wohl leicht befreien konnte (Taf. II, Fig. 39 und 40). Weiter konnte ich den Vorgang bei Welwitschia nicht verfolgen. Um so werthvoller sind mir daher die inzwischen von G. Karsten veröffentlichten Angaben, die sich auf das weitere Verhalten der Zellkerne in dem Pollenschlauch der Gnetum-Arten beziehen. Ausserdem haben die Untersuchungen von G. Karsten[1]) eigenthümliche That-

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetum-Arten. Bot. Ztg., 1892, Sp. 212.

sachen über Anlage und Weiterentwicklung der Embryosäcke und über den Befruchtungsvorgang bei Gnetum gefördert. Die Embryosackmutterzellen werden bei Gnetum in Mehrzahl angelegt. In den jungen Embryosäcken bilden sich freie Primordialzellen um die, durch fortgesetzte Zweitheilung vermehrten Prothalliumkerne. Sie treten in einschichtiger Lage an der Wand der Embryosäcke auf. Ein Theil dieser Zellen erlangt die Bedeutung von Eiern, ohne sich im Uebrigen von ihren Nachbarinnen zu unterscheiden. — Diese letzten Vorgänge erinnern an Welwitschia, wo zwar der Embryosack sich mit geschlossenem Gewebe gleich füllt, in diesem aber die Eier nur durch ihre bedeutendere Grösse von den benachbarten Zellen abweichen. Später wachsen die Eier bei Welwitschia schlauchförmig in den Nucellus herein[1]), wodurch sich die Unterschiede verschärfen. Bei Gnetum füllen sich die Embryosäcke mit geschlossenem Gewebe erst nach vollzogener Befruchtung an. — In den Pollenschlauch von Gnetum treten die schon erwähnten drei Zellkerne ein, von denen zwei einander gleichen und durch bedeutende Grösse und reichen Inhalt ausgezeichnet sind. Sie stellen die beiden generativen Zellkerne vor, aus der Theilung einer antheridialen Zelle jedenfalls hervorgegangen. „Diese beiden Kerne“, schreibt G. Karsten[2]), „liegen stets dicht zusammen, in einer Plasmamasse, die, sie eng umgebend, eine biscuitförmige Figur zeigt.“ Der dritte Zellkern ist der vegetative Pollenschlauchkern. Dass er in einer „vegetativen Prothalliumzelle“ eingeschlossen sei, nahm G. Karsten jedenfalls nur unter dem Einfluss der herrschenden Vorstellung

---

1) Vergl. hierzu die Abbildungen in Coniferen und Gnetaceen, Taf. XVIII und XIX.

2) l. c. Sp. 214.

an [1]). Die Spitze des Pollenschlauches soll in den Embryosack eindringen und in diesen hierauf der Inhalt des Pollenschlauches, sowohl das generative Zellenpaar, wie der Pollenschlauchkern übertreten. Der Pollenschlauchkern geht nach G. Karsten im Embryosack zu Grunde, während die beiden generativen Zellen sich dort alsbald von einander trennen. — Da tritt nun weiter, nach G. Karsten, die auffällige Erscheinung ein, dass freie, aus den Eiern stammende Zellkerne in die generativen männlichen Zellen einwandern. In diesen soll andererseits die Zahl der männlichen Zellkerne sich durch wiederholte Theilung bis auf acht vermehren. Dann giebt G. Karsten eine Verschmelzung dieser Spermakerne mit entsprechend viel Eikernen und die Abgrenzung von Primordialzellen um die so entstandenen Keimkerne an. Währenddessen haben sich die restirenden Primordialzellen des Embryosackes durch Cellulosewände abgegrenzt und in ein geschlossenes Gewebe verwandelt. In dieses Endosperm wachsen die Keimzellen, wie bei Ephedra, schlauchförmig hinein. — G. Karsten hebt in seiner Abhandlung mehrfach hervor, dass seine Schlussfolgerungen nicht auf lückenlosen Beobachtungreihen beruhen, und fügt auch hinzu, dass die Untersuchung der in Betracht kommenden Vorgänge grosse Schwierigkeiten biete. Daher glaube ich, dass ausser der von G. Karsten versuchten, auch eine andere Deutung noch möglich sei; eine Deutung, die mit seinen Beobachtungen und Bildern mir wohl verträglich erscheint. Nicht ein Einwandern von Eikernen in die generativen männlichen Zellen, welche dann ja eigentlich Eier sein würden, ist meiner Ansicht nach anzunehmen, vielmehr

1) Das geht, wie mir scheint, auch aus der G. Karsten-schen Abbildung. l. c. Taf. V, Fig. 10, hervor.

eine Verschmelzung der männlichen generativen Zellen mit je einem Ei. Die in diesen Eiern auftauchenden, den Eikernen gleichenden, „bis auf eine schmale Randzone völlig homogenen" Gebilde sind jedenfalls nur eiweissreiche Vacuolen, die man in den Eiern der Abietineen auch so oft schon für Zellkerne angesehen hat. Die in Vierzahl, dann in Achtzahl sichtbar werdenden Kerne, die G. Karsten. für Theilungsproducte des Spermakerns hält, sind hingegen wohl, wie bei Ephedra, Nachkommen des Keimkerns. Dieselben dürften somit nicht vor, vielmehr erst nach der Befruchtung, nach erfolgter Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern, aus dem Keimkern entstehen. Die zahlreichen „Eikerne" des befruchteten Eies, die ich für eiweissreiche Vacuolen halte, müssten als Nahrungsdotter gleichzeitig schwinden. Diese Deutung gestattet es, ohne Weiteres die bei Gnetum beobachteten Vorgänge an diejenigen bei anderen Gymnospermen anzuschliessen. Während ein Einwandern von Eikernen in die generativen männlichen Zellen, eine freie Vermehrung von Eikernen und Spermakernen nirgends beobachtet worden ist, erfolgt bei allen Coniferen und bei Ephedra die Vermehrung des Keimkerns zunächst frei, worauf erst in dem organischen Scheitel des Eies, wie bei Abietineen u. s. w., oder zwischen den zahlreichen Kernen im ganzen Ei, wie bei Ginkgo, Scheidewandbildung folgt, oder um die acht im ganzen Ei vertheilten Kerne, wie bei Ephedra, freie Abgrenzung von Zellen stattfindet. Dieser letzte Fall dürfte in voller Uebereinstimmung mit Gnetum stehen, wie denn auch G. Karsten die grosse Aehnlichkeit der schlauchförmig austreibenden Keimzellen von Gnetum mit denjenigen von Ephedra aufgefallen ist[1]). Als Unterschied gegen

---

1) l. c. Sp. 239.

Ephedra bleibt freilich bestehen, dass bei Gnetum Primordialzellen des Embryosackes als Eier fungiren. Auch geht dieser Differenzirung eine Füllung des Embryosackes mit Prothalliumgewebe nicht, wie bei Ephedra, voraus, und sind die Eier nicht in Archegonien eingeschlossen. In Hinblick auf die Reduction der Archegonien lässt sich Welwitschia als vermittelndes Glied zwischen Ephedra und Gnetum einschalten. Zwar füllt Welwitschia, so wie Ephedra, ihren Embryosack zunächst mit Prothalliumgewebe an, dann bildet sie aber einzelne Zellen des Prothalliumscheitels direct zu Eiern aus, die nur zum Unterschied von Gnetum mit einer Cellulosehaut gleich umhüllt werden. Auffällig ist, dass Welwitschia im Gegensatz zu Ephedra und Gnetum die Embryoanlage aus dem organischen Scheitel des Eies, ähnlich etwa wie die meisten Coniferen, erzeugt.

In Ephedra, Welwitschia und Gnetum besitzen wir jedenfalls die Endglieder divergenter Entwicklungsreihen innerhalb der Gnetaceen, die gemeinschaftlich mit den Gymnospermen tiefer im System ihren Ursprung haben. Auch der Geschlechtsapparat der Angiospermen dankt seine Entstehung einem Reductionsvorgang, doch dieser durchlief andere Phasen als bei den Gymnospermen. Von den Angiospermen zweigten als besondere Entwicklungsreihe frühzeitig die Casuarineen ab und gelangten so zu dem eigenartigen Verhalten, wie es neuerdings durch die Untersuchungen von Treub[1]) bekannt wurde. Das massive und scharf abgesetzte sporogene Gewebe im Nucellus, die grosse Zahl der sich entwickelnden Embryosäcke, die Cellulosehüllen um die Eier nähern die

1) Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. X, p. 145, 1891.

Casuarineen den Gefässkryptogamen, während der Bau ihrer anatropen Samenknospen sie bereits zu Angiospermen stempelt. Ich möchte hinzufügen, dass auch die Structur ihrer Stämme eine ausgeprägt dicotyle ist und dass ihren Pollenkörnern ebenfalls dieser Charakter zukommt. Letztere besitzen bei Casuarina quadrivalvis, die ich untersuchte, drei im Aequator gleichmässig vertheilte Austrittsstellen und zwei Zellkerne, von denen der generative sehr klein, grobfädig, gestreckt, von dem spindelförmigen generativen Zellplasma umschlossen, der andere vegetative etwas grösser, mit relativ voluminöseren Kernkörperchen versehen ist. Daher möchte ich die Casuarineen von der dicotylen Abtheilung der Angiospermen ableiten, nachdem diese ihre charakteristischen dicotylen Merkmale bereits angenommen. Eine auch sonst bei Dicotylen vorkommende, hier aber zu besonders mächtiger Ausbildung gelangende Wucherung der Embryosäcke in Richtung der Chalaza mag es veranlasst haben, dass schliesslich die Pollenschläuche leichter von dort aus als von der Mikropyle, die schlauchförmige Vorlagerung der Embryosäcke als Bahn benutzend, den Eiapparat erreichen konnten. Dieses Verhalten wird aber die Synergiden überflüssig gemacht und somit deren Reduction oder abweichende Ausgestaltung begünstigt, beziehungsweise ermöglicht haben. In einem Worte: alle die während der Befruchtung im Bau des Eiapparates, oder sonst im Innern des Embryosackes beobachteten, von den Dicotylen abweichenden Verhältnisse möchte ich als secundäre auffassen.

Alle unsere Untersuchungen über das Verhalten des Pollens bei den Gymnospermen haben jetzt übereinstimmend ergeben, dass es nicht der freie Zellkern des Pollenschlauches, vielmehr der Zellkern einer Tochterzelle des Pollenkornes ist,

dem generative Natur zukommt. Dieser Zellkern bleibt bis zuletzt in seiner Zelle eingeschlossen, wird somit dem Einfluss des Cytoplasma des Pollenschlauches entzogen und verlässt seine Zelle erst, um in das Ei zu treten und dort den Befruchtungsact zu vollziehen. Anzunehmen ist, dass er von seinen Centrosomen und auch, wie im nachfolgenden Aufsatz gezeigt werden soll, bestimmten Bestandtheilen des Cytoplasma hierbei begleitet wird. Das keimende Pollenkorn führt ein oder mehrere Theilungen aus und bildet so eine oder mehrere Prothalliumzellen, deren eine nur antheridialen Charakter besitzt. Diese Theilungen des Pollenkorns finden für gewöhnlich schon in den Antheren statt, kurz vor der Anthese, bei manchen Taxineen und Cupressineen erfolgen sie hingegen erst auf dem Nucellus der Samenanlage. Hier wurde bisher aber nur die Bildung einzelliger Prothallien beobachtet, während mehrzellige Prothallien ihre Bildung schon in der Anthere vollenden. Wo mehrere Prothalliumzellen im Pollenkorn der Coniferen auf einander folgen, werden dieselben bis auf eine, die zuletzt erzeugte, wieder resorbirt. Nur Ginkgo mit seinen zwei bleibenden Prothalliumzellen bildet unter den Coniferen eine Ausnahme, eine Ausnahme, die um so interessanter ist, als sie eine weitere Uebereinstimmung zwischen Ginkgo und den Cycadeen begründet. Bei den Cycadeen bleiben ganz allgemein die zwei nach einander angelegten Prothalliumzellen erhalten; ein ähnliches Verhältniss kehrt bei Ephedra wieder. Andererseits führt die letzterzeugte Prothalliumzelle von Ginkgo, sowie die eine Prothalliumzelle des reifen Pollens aller anderen Coniferen, ob sie nun allein angelegt wurde oder allein nur erhalten blieb, eine Theilung aus und zerfällt so in eine Stielzelle und eine Körperzelle. Abweichend hiervon verhalten sich die Gnetaceen, bei welchen allem Anschein nach

die antheridiale Zelle eine Stielzelle nicht abgiebt, vielmehr sofort in die beiden generativen Zellen zerfällt, welche die Befruchtung zu vollziehen befähigt sind. Darin würden die Gnetaceen den Angiospermen ähneln, bei welchen ja auch die antheridiale Zelle, dort als generative Zelle schon seit längerer Zeit bekannt, direct in die beiden Spermazellen zerfällt. Nicht eine Prothalliumzelle, vielmehr die Scheitelzelle des Pollenkorns ist es, die den Pollenschlauch bildet. Die Bezeichnung dieser Zelle als Scheitelzelle scheint berechtigt, da sie der Scheitelzelle einer keimenden Spore entspricht. Der Zellkern dieser Scheitelzelle, der somit ein embryonaler Zellkern ist, functionirt als Pollenschlauchkern. Die generative Primordialzelle folgt nach. Sie wird frei, indem die Stielzelle des Antheridiums ihre Selbständigkeit aufgiebt. Dass aber auch bei Gymnospermen eine ähnliche Art der Befreiung der ungetheilten Antheridialzelle wie bei Angiospermen möglich ist, lehrt uns das Verhalten von Welwitschia. Die in dieser oder jener Weise befreite generative Zelle folgt dem embryonalen Zellkern in den Pollenschlauch.

Mit den Vorgängen, wie sie bei den Gnetaceen uns bereits entgegentreten, wie sie bei den Angiospermen übereinstimmend ausgebildet worden sind, hat die Reduction der in den keimenden Mikrosporen sich abspielenden Vorgänge ihr äusserstes Maass erreicht. Nur das absolut nothwendige Element wird im Pollenkorn erzeugt: eine weitere Reduction erscheint kaum möglich.

In allen Fällen, die ich genauer zu studiren Gelegenheit hatte, wird bei Gymnospermen die generative Zelle noch in zwei Schwesterzellen zerlegt. Beide sind ihrem Ursprung nach generativ und auch bei Cupressineen noch berufen, geschlechtliche Function auszuüben. Bei den Abietineen macht

sich ein Unterschied der Grösse zwischen den beiden Zellen geltend, und da jeder Pollenschlauch ein Ei zu befruchten hat, so kommt thatsächlich auch nur eine der beiden generativen Zellen zur jedesmaligen Verwendung. Bei Taxus findet endlich eine sehr ungleiche Theilung der generativen Zelle statt, und die eine der beiden Schwesterzellen steht so bedeutend der anderen an Grösse nach, dass sie nur noch als Appendix der ersteren erscheint. Ihre Betheiligung am Befruchtungsvorgang erscheint von vorn herein ausgeschlossen.

Von Bedeutung ist es jedenfalls, dass die Zweitheilung der generativen Zelle auch bei den angiospermen Pflanzen fortbesteht. Der generative Zellkern führt dort stets noch eine Theilung im Pollenschlauch aus, wenngleich nur ein Spermakern Verwendung finden soll.

Die generativen Zellkerne sind bei Taxineen und Cupressineen, sowie auch bei einigen Abietineen in relativ noch grosse Zellen eingeschlossen. Bei Pinus- und Picea-Arten füllen die generativen Zellkerne ihre Zelle fast aus. Bei Angiospermen endlich sind die Zellen, welche die generativen Zellkerne führen, auf einen dünnen Cytoplasmabelag beschränkt, einen Plasmabelag, der nur an den Polen der Kerne etwas angeschwollen erscheint, dort, wo die Centrosomen liegen. Dass aber auch die generativen Zellkerne der Angiospermen in generative Primordialzellen bis zuletzt eingeschlossen bleiben, hat neuerdings im Besonderen Guignard erwiesen [1]).

Die Spermakerne wie die Eikerne der Gymnospermen fallen durch die grossen Mengen von Reservestoffen auf,

---

1) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, 1891, p. 242.

welche sie führen. Besonders zeichnen sich in dieser Richtung die Eikerne aus, was es mit sich bringt, dass der Spermakern bei der Copulation kleiner als der Eikern erscheint. Die active Kernsubstanz, welche die Chromosomen bildet, ist in beiden Kernen gering, so dass die Theilungsfiguren, welche sie erzeugen, durch ihre geringe Grösse überraschen. Dass die active Kernsubstanz im Spermakern derjenigen im Eikern an Menge nachstehe, lässt sich nicht annehmen.

In meiner Absicht hatte es gelegen, auch die Zahl der Chromosomen zu bestimmen, die im Spermakern und Eikern der Gymnospermen zur Vereinigung gelangen. Der Langwierigkeit der Untersuchung wegen gab ich jedoch dieses Vorhaben auf. Bemerken kann ich nur, dass ich bei Larix europaea im Pollenkorn während der Bildung der Prothalliumzellen zwölf Segmente in der Kernplatte gezählt habe, und dass es mir zweimal gelang, dieselbe Zahl von Segmenten auch in dem Ei dieser Pflanze bei Bildung der Kanalzelle wiederzufinden. Zwölf Segmente habe ich auch im Pollenkorn von Pinus silvestris gezählt, während Guignard[1]) nur acht Segmente im Pollen von Ceratozamia mexicana bei Bildung des Innenkörpers feststellen konnte. Guignard stellte fest, entgegen den früheren Behauptungen von Juranyi[2]), dass auch bei Ceratozamia die Theilungen im Pollenkorn mit einer jedesmaligen Längsspaltung der Kernfäden verbunden seien. Ich konnte dasselbe für alle beobachteten Theilungsvorgänge in den Pollenkörnern und Eiern

---

1) Observations sur le Pollen des Cycadées. Journ. de Bot., T. III, 1889, p. 232.

2) Beobacht. über Kerntheilung. Stzber. d. ungar. Akad. d. Wiss., 1882, p. 70—73.

der Gymnospermen constatiren. Weder bei Angiospermen noch Gymnospermen, noch sonst wo im Pflanzenreiche, sind bei Anlage und Ausbildung generativer Zellen Theilungsvorgänge beobachtet worden, welche nicht mit Längsspaltung verbunden wären und den von zoologischer Seite geschilderten „Reductionstheilungen“ sich liessen zur Seite stellen. So kann auch keinesfalls das Wesen der Befruchtung in solchen Reductionstheilungen begründet sein. Auf welchem Entwicklungsstadium bei Gymnospermen die Zahl der Segmente für die zu bildenden generativen Zellkerne fixirt wird, vermag ich nicht anzugeben. Bei Angiospermen geschieht dies in der Mutterzelle der Pollenkörner und des Embryosacks. Dasselbe ist für Gymnospermen wahrscheinlich, aber erst nachzuweisen. Im Embryosack der Angiospermen bleibt die Constanz dieser Chromosomenzahl nur im oberen Ende des Embryosacks, im Eiapparate, erhalten, sie verliert sich nach Guignard[1]) bei der Anlage der Gegenfüsslerinnen. So könnte auch im Embryosack der Gymnospermen die constante Zahl der Segmente nur in den Zellkernen fortbestehen, die zur Bildung der Archegonien in Beziehung stehen. Spätere Untersuchungen werden diese Möglichkeit zu berücksichtigen haben.

Auffallend und zunächst unerklärt ist die grosse Verschiedenheit in der Zahl der Theilungen, die in den keimenden Pollenkörnern der Gymnospermen sich vollziehen. Entspricht der Theilungszahl im Pollenkorn nicht irgend ein analoger Vorgang bei Anlage der Archegonien? Wird nicht die Menge activer Kernsubstanz in solcher Weise gleichgestellt? Auch diese Fragen kann ich hier nur aufwerfen.

---

1) Vergl. im Besonderen: Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat., 7. sér., T. XIV, p. 187.

C. Auerbach[1]) machte vor einiger Zeit die Beobachtung, dass die Kerne der Sexualzellen bei den Thieren sich gewissen rothen und blauen Farbstoffen gegenüber verschieden verhalten, und sich als erythrophil und kyanophil unterscheiden lassen. Diese Beobachtung spielte bald herüber in's botanische Gebiet, wo P. Schottländer ähnliche Unterschiede an den Geschlechtskernen der Kryptogamen feststellte[2]). Nunmehr findet F. Rosen[3]), dass auch bei den Phanerogamen, wie bei den Thieren, der männliche Kern kyanophil, der weibliche erythrophil sei. In dem Pollenkorn von Hyacinthus orientalis erweist sich der generative Zellkern als kyanophil, der vegetative als erythrophil; in den Embryosäcken von Fritillaria imperialis und einer Tulipa-Art zeigten sich die sämmtlichen Zellkerne erythrophil. Es fiel Rosen ausserdem die Aehnlichkeit auf im Bau zwischen den Zellkernen im Embryosack und den vegetativen Zellkernen im Pollenkorn, so dass er meint, der vegetative Kern des Pollenkorns liesse sich auch als weiblicher bezeichnen. Wollte man wieder, im Anschluss an die Auerbach'schen Beobachtungen, zwischen männlicher und weiblicher Substanz in den Zellkernen unterscheiden, die vegetativen Zellkerne als hermaphrodit auffassen und sie bei der Vorbereitung zum Geschlechtsact die männliche oder weibliche Substanz ausstossen lassen, so käme man auf einen Standpunkt zurück,

---

1) Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen. Stzber. der K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1891.

2) Zur Histologie der Sexualzellen bei Kryptogamen. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1892, p. 27.

3) Ueber tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, von Ferd. Cohn, Bd. V, 1892, p. 443.

der mir auf Grund neuerer Untersuchungen überwunden zu sein schien. Ich habe seinerzeit, wie ich glaube, definitiv festgestellt[1]), dass beide im Befruchtungsacte sich vereinigenden Zellkerne gleich seien. Denn es leuchtet ohne Weiteres ein, dass, wenn diese Zellkerne verschieden wären, dieses sich auch im Augenblick ihrer Vereinigung noch zeigen müsste. Dass sie vor ihrer Vereinigung, während sie in verschiedener Umgebung sich befinden und verschiedenen Einflüssen ausgesetzt sind, in ihren Reactionen sich unterscheiden, kann somit nur secundäre Bedeutung haben. Meiner Auffassung hat sich, nach sorgfältigstem Studium bestimmter Einzelfälle, Guignard angeschlossen[2]). Ebenso wurde dieselbe durch Overton bekräftigt[3]). Dass Zacharias es für selbstverständlich hält, dass man die Sexualzellen vor ihrer Vereinigung untersuchen muss, um ihre Verschiedenheiten aufzufinden, und dass er es nicht versteht, weshalb sie eigentlich nur in jenem Zustande, wo sie sich innerhalb des Eies zur Theilung anschicken, vergleichbar sein sollten[4]), schwächt die Beweiskraft meiner Schlussfolgerungen nicht. — Die Unterschiede, welche Schottländer und Rosen im Verhalten kyanophiler und erythrophiler Sexualkerne finden, haben aber in Wirklichkeit dieselbe Veranlassung, wie die von Zacharias beobachteten Differenzen. Soweit

1) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena 1888, p. 234.

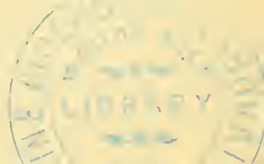
2) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, p. 197.

3) Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsproducte bei Lilium Martagon, Zürich 1891, Sep.-Abdr. p. 8.

4) Einige Bemerkungen zu Guignard's Schrift: Nouvelles études sur la fécondation. Bot. Ztg., 1892, Sp. 247.

meine Erfahrungen reichen, sind die Kernfäden im Stadium der Metaphasen stets kyanophil, und von ihrer weiteren Ernährung hängt es weiter ab, wann sie erythrophil werden, und ob sie diesen Zustand überhaupt erreichen. Bei den benutzten Gemischen der Farbstoffe erweist sich das Chromatin der Theilungsstadien als kyanophil im Verhältniss zum Cytoplasma. Wir könnten diese kyanophile Reaction der Zellkerne geradezu als die karyokinetische bezeichnen. Wird während der Anaphase der Kerntheilung und dem weiteren Uebergang zum Ruhezustand sehr viel Cytoplasma als Nahrungsmaterial in den Zellkern aufgenommen, so erweist sich derselbe als erythrophil, und erst mit Beginn der nächsten Anaphase der Theilung gelingt es ihm, diese erythrophile Nährsubstanz mehr oder weniger vollständig in kyanophiles Nucleoplasma überzuführen. Anders, wenn der neu entstandene Tochterkern sich in Bedingungen befindet, welche eine Substanzaufnahme aus der Umgebung einschränken oder ganz ausschliessen: dann bleibt er kyanophil. In solcher Lage sind im Thier- wie im Pflanzenreiche die männlichen Zellkerne, bei welchen es darauf ankommt, sie in einer ihren Transport zu den weiblichen Zellkernen erleichternden, geringen Grösse, und in einer bestimmten, durch die vorausgehenden Theilungsschritte fixirten Körpermasse zu erhalten. Daher kommen im Pflanzenreiche, um nur auf dieses zu exemplificiren, die Zellkerne, welche die Spermatozoen liefern, in Zellen zu liegen, welche von denselben fast vollständig ausgefüllt sind, und so weisen auch die generativen Zellkerne der Angiospermen in den generativen Zellen nur einen schwachen Ueberzug von Cytoplasma auf, einen Ueberzug, der nur an den Polen des Zellkerns, dort wo die Centrosomen liegen, angeschwollen erscheint und der ganzen Zellen in Folge dessen spindelförmige Gestalt verleiht. Der vegetative Zell-

kern der Pollenkörner bei den Angiospermen kommt hingegen in eine relativ reichliche Menge von Cytoplasma zu liegen und nimmt daher den erythrophilen Charakter an. Dabei macht sich die nothwendige Wirkung zugleich geltend, dass der generative Zellkern stark lichtbrechend, grobfädig und dicht bleibt, in seinem Charakter den in den Theilungsstadien befindlichen Zellkernen ähnlich, der vegetative Zellkern hingegen in jenen feinsträngigen, dünnmaschigen Bau eintritt, wie er ruhenden Zellkernen in gut ernährten vegetativen Zellen eigen ist. Dass der grobfädige, kyanophile Charakter eines Zellkerns dessen weitere Theilung nicht ausschliesst, lehren jene generativen Zellkerne der angiospermen Pflanzen, die, grobfädig und kyanophil verbleibend, innerhalb des Pollenschlauches eine Theilung ausführen. Sie bleiben aber bis zuletzt, auch die Nachkommen jenes Theilungsschrittes, in die substanzarmen, generativen Zellen eingeschlossen, damit eine unbegrenzte Substanzzunahme durch Ernährung ausgeschlossen bleibe. Wie jene generativen Zellkerne der angiospermen Pollenkörner, verhalten sich für gewöhnlich schon die Zellkerne zwischen dem ersten und dem zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen, indem diese Theilungsschritte rasch auf einander folgen und an den, nach dem ersten Theilungsschritt noch kyanophilen Zellkernen sich vollziehen. Da wir jetzt wissen, dass die Centrosomen das treibende Element bei der Kerntheilung sind, so kann uns auch die Theilung eines Zellkerns nicht überraschen, der nicht durch vorausgehende Ernährung auf die vorausgehende Masse des Mutterkerns gebracht worden ist. Wie der vegetative Zellkern im Pollenkorn der Angiospermen, so werden auch die Zellkerne im cytoplasmareichen Embryosacke der Angiospermen gut ernährt, daher erreichen sie nach vollzogener Theilung den erythrophilen Ruhezustand. Dass diese



Erscheinung mit generativer Differenzirung nichts zu thun hat, lehrt ja schon der Umstand, dass es die sämmtlichen Zellkerne des Embryosackes, diejenigen des Eiapparates wie diejenigen der Gegenfüsslerinnen sind, welche dieses Verhalten aufweisen. Generativ ist aber, auf jenem Stadium im Embryosack, doch nur der Eikern; ja Guignard[1]) hat gezeigt, dass der Zellkern, der die Antipoden liefert, sogar die fixirte Zahl der Chromosomen aufgiebt und dass diese nur in dem Zellkern, der den Eiapparat liefert, erhalten bleibt. Also augenfällig verläugnet der antipodiale Zellkern im Embryosack der Angiospermen den generativen Charakter, und doch bleibt er wie seine Nachkommen erythrophil. Dass andererseits die Zellkerne in den umgebenden Geweben der Samenknospe stark lichtbrechend und kyanophil erscheinen, ist auch ganz verständlich. Der Embryosack zieht eben alle Nahrungsstoffe an sich, und die Zellen der Umgebung haben unter dieser Bevorzugung zu leiden. Sie ernähren ihre Zellkerne schlecht und diese sind daher kyanophil. Der erythrophile Charakter bleibt hingegen den ruhenden Zellkernen des Embryosackes auch weiterhin, während der Endospermbildung, erhalten. In den verschiedenen Monocotylen, die ich untersucht habe, vor allem Allium odorum, waren die freien Endospermkerne im Embryosack im Ruhestadium erythrophil. Die cytoplasmatische Ernährung dieser Zellkerne ist so reichlich, dass sie auch im Theilungsstadium nicht jene rein blaue Färbung erlangen, wie sie für schlecht ernährte Zellkerne charakteristisch ist, und somit sich nicht anders verhalten, als die sich theilenden, von Rosen beobachteten Zellkerne bei Bildung des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen im Embryosack von Fritillaria imperialis. — Aber noch mehr.

1) Nouvelles études, p. 187.

Ich hatte erwogen, dass, wenn die Ernährungsverhältnisse im Embryosacke ausschlaggebend für den erythrophilen Charakter der Zellkerne sind, auch die Kerne der Adventivkeime diesen Charakter annehmen müssten, ungeachtet sie dem kyanophilen Nucellus entstammen. Das Resultat der Untersuchung bestätigte in ganz überraschender Weise diese Voraussetzung. Die Anlagen von Adventivkeimen von Funkia ovata, die, als Wucherung des Nucellus, vorspringende Höcker in dem Embryosack bildeten, zeigten sich so erythrophil, dass sie bei Anwendung des rothblauen Farbengemisches [1]) auf Schnitten aus Alcoholmaterial geradezu roth hervorleuchteten aus der blaukernigen Umgebung. Die Zellkerne ihrer Zellen zeigten sich ausgeprägt erythrophil, hatten somit unter den günstigen Ernährungsbedingungen ihren ursprünglichen Charakter verändert.

Ich nahm Veranlassung, das blaurothe Farbengemisch auch auf die Zellkerne der Pollenkörner der Gymnospermen einwirken zu lassen. Das Ergebniss war auch da belehrend. Die in den kleinen Zellen innerhalb der Pollenkörner abgeschlossenen Zellkerne zeigten sich kyanophil, ganz abgesehen davon, ob sie vegetativ waren oder generative Bestimmung hatten. Im Pollen von Larix, von Picea, von Pinus fand ich die zuerst abgetrennten Prothalliumkerne ausgeprägt kyanophil, und diesen Character bewahrten sie auch während ihrer Resorption. Die bleibende Prothalliumzelle im reifen Pollenkorn von Pinus war auch rein kyanophil, während die ruhenden Zellkerne in den weit grösseren Antheridialzellen und Prothalliumzellen des Pollens von Picea und Larix sich violett färbten. In rein blauem Tone traten die Zellkerne

1) Ich benutzte hier wässrige Fuchsin-Jodgrün-Lösung von blauvioletter Farbe.

in den Prothalliumzellen von Ginkgo und von Ceratosamia hervor. Der Pollenschlauchkern zeigte sich bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger ausgeprägt erythrophil, je nachdem eine grössere oder geringere Menge von Cytoplasma ihm in der pollenschlauchbildenden Zelle zur Verfügung stand. So war ausgeprägt erythrophil der Pollenschlauchkern von Larix, Picea, Pinus, von Taxus und den Cupressineen, weniger derjenige von Ceratosamia und von Ginkgo, ganz kyanophil derjenige von Ephedra. Denn bei Ephedra nimmt schliesslich der Innenkörper drei Viertel des Pollenkorns in Anspruch, so dass dem Pollenschlauchkern nicht mehr Cytoplasma zur Verfügung steht, als den Prothalliumkernen. Ich habe, um dieses Verhältniss zu beleuchten, zwei Pollenkörner von Ephedra (Fig. 49 und 50), nach vollzogener Doppeltinction wiedergegeben und durch das Verhältniss der Schattirung die blaue Färbung der Zellkerne angedeutet. Da kein Unterschied in der Färbung vorhanden war, so musste auch diese Schattengebung gleich stark in allen Zellkernen des Pollenkorns ausfallen. Als färbende Lösung benutzte ich mit Vorliebe das auch von R o s e n empfohlene marineblaue Gemisch von alcoholischer Safranin-Lösung und wässriger Jodgrün-Lösung, da sich dieses für Gymnospermen besonders bewährte. Mit diesem Gemisch erwiesen sich erythrophil, wie bei Angiospermen, die Zellkerne der Eier. Ich prüfte diese Zellkerne, vor und nach Anlage der Kanalzellen, bei Taxus und Biota orientalis stets mit demselben Resultate. Ebenso musste ich aber auch feststellen, dass der Zellkern der generativen Zelle, der sich innerhalb des Pollenkorns kyanophil oder doch mehr kyanophil als erythrophil zeigte, schon im Innern des Pollenschlauches den erythrophilen Charakter annahm. Diese Aenderung der Farbenreaction erfuhr er während der Grössenzunahme der

generativen Zelle, und während diese, wie er selbst, sich mit Eiweisskörpern füllte. Bei Pinus silvestris und Juniperus virginiana hatte ich auch wiederholt Gelegenheit, den Spermakern auf seine Farbenreaction im Innern des Eies zu prüfen. Der Spermakern steht dort, wie früher geschildert wurde, dem Eikern an Grösse nach, färbt sich aber ebenso roth wie dieser. — So können auch, wie ich meine, die Reactionen der Sexualkerne der Gymnospermen auf die blau-rothen Farbengemische dazu beitragen, die Bedeutung dieser Reactionen in das rechte Licht zu stellen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—13. Ginkgo biloba.

Vergr. 540.

Fig. 1—10. Aufeinander folgende Theilungsstadien in den Pollenkörnern, innerhalb des Pollenfaches. Fig. 10 zeigt den ungewöhnlichen Fall von drei erhalten gebliebenen Prothalliumzellen, wobei ausserdem die erste eine quere Theilung erfuhr.

Fig. 11. Pollenschlauch innerhalb des Nucellus am 15. Juni.

Fig. 12. Pollenschlauch innerhalb des Nucellus am 1. Juli.

Fig. 13. Pollenschlauch innerhalb des Nucellus am 10. August.

Fig. 14—16. Picea vulgaris.

Fig. 14. Pollenkorn kurz vor der Anthese des Pollenfaches, die Theilung der antheridialen Zelle in eine Stiel- und Körperzelle zeigend. Vergr. 540.

Fig. 15. Keimendes Pollenkorn auf dem Nucellus. Vergr. 240.

Fig. 16. Einwandern der beiden generativen Zellen, nach vollzogener Theilung der Körperzelle des Antheridiums, in den Pollenschlauch. Vergr. 240.

Fig. 17—25. Taxus baccata.

Fig. 17. Gekeimtes Pollenkorn auf dem Nucellus, nach Anlage der antheridialen Prothalliumzelle. Vergr. 540.

Fig. 18 und 19. Auswachsen dieser Prothalliumzelle. Vergr. 540.

Fig. 20. Die antheridiale Prothalliumzelle in eine Stielzelle und Körperzelle getheilt. Vergr. 240.

Fig. 21 a und b. Das Wandern der generativen Zelle im Pollenschlauch. Der Stielzellkern geht an der generativen Zelle vorbei. Vergr. 240 und 540.

Fig. 22. Aehnlicher Zustand. In beiden Figuren ist der Pollenschlauchkern viel grösser als der Zellkern der Stielzelle. Vergr. 540.

Fig. 23 a und b. Der Zellkern der Stielzelle ist unter der generativen Zelle angelangt, in unmittelbarer Nähe des Pollenschlauchkerns. Vergr. 240 und 540.

Fig. 24. Die beiden freien Zellkerne regelmässig unter der generativen Zelle gelagert. Vergr. 540.

Fig. 25 a und b. Die generative Zelle in zwei ungleiche Schwesterzellen getheilt. Vergr. 240 und 540.

Fig. 26—32. Biota orientalis.

Fig. 26. Die antheridiale Prothalliumzelle im Pollenkorn getheilt. Vergr. 540.

Fig. 27 a und b. Die beiden freien Zellkerne und die generative Zelle im Pollenschlauch. Der Zellkern der Stielzelle geht an der generativen Zelle vorbei. Vergr. 240 und 540.

Fig. 28. Ein ähnlicher Zustand. Der Zellkern der Stielzelle an den Pollenschlauchkern gelangt. Vergr. 540.

Fig. 29 a und b. Andere, etwas vorgeschrittenere Zustände. Vergr. 240 und 540.

Fig. 30. Der Zellkern der Stielzelle unter der generativen Zelle angelangt. Vergr. 540.

Tafel II.

Fig. 31. Die beiden freien Zellkerne neben einander, unter der generativen Zelle gelagert. Vergr. 240.

Fig. 32. Das entleerte Pollenkorn mit durchbrochener Scheidewand auf dem Nucellus. Vergr. 540.

Fig. 33—37. Juniperus virginiana.

Fig. 33 a und b. In a die beiden freien Zellkerne des Pollenschlauches unter der generativen Zelle, Vergr. 240; in b das obere Ende des Pollenkorns, um die durchbrochene Scheidewand der antheridialen Zelle zu zeigen, Vergr. 540.

Fig. 34. Die beiden freien Zellkerne unter der generativen Zelle neben einander gelagert. Vergr. 240.

Fig. 35. Die generative Zelle getheilt, die beiden freien Zellkerne in der Rückbildung. Kurz vor der Befruchtung. Vergr. 240.

Fig. 36. Etwas fortgeschrittener Zustand. Die beiden freien Zellkerne verschwunden. Vergr. 240.

Fig. 37. Die beiden generativen Zellen getrennt, über einander. Die beiden freien Zellkerne fast verschwnnden. Vergr. 240.

Fig. 38—40. Welwitschia mirabilis.
Vergr. 540.

Fig. 38a und b. Reife Pollenkörner. In 38a die Wand der antheridialen Zelle faltig.

Fig. 39 und 40. Keimende Pollenkörner auf dem Nucellus.

Fig. 41—44. Pinus silvestris.

Fig. 41. Ein Pollenkorn nach begonnener Schlauchbildung auf dem Nucellus. Anfang Juli des ersten Jahres. Vergr. 540.

Fig. 42. Die obere Hälfte der Samenanlage im Längsschnitt, kurz vor der Befruchtung. Anfang Juni des folgenden Jahres. Vergr. 58.

Fig. 43. Ein Theil der vorhergehenden Figur stärker vergrössert. Vergr. 240.

Fig. 44. Die Pollenschlauchspitze nach dem Erreichen des Archegoniums, kurz vor der Befruchtung. Vergr. 540.

Fig. 45—48. Larix europaea.

Fig. 45. Pollenkorn auf dem Nucellus, vor dem Austreiben des Schlauches. Die Aussenschicht der Exine verquollen. Vergr. 240.

Fig. 46. Pollenkorn nach erfolgter Schlauchbildung; die Körperzelle des Antheridiums in zwei generative Zellen sich theilend. Vergr. 240.

Fig. 47 und 48. Einwandern der beiden generativen Zellen in den Pollenschlauch. Dieselben werden von dem befreiten Zellkern der Stielzelle gefolgt. Vergr. 240.

Fig. 49 und 50. Ephedra altissima.
Vergr. 540.

Fig. 49 und 50. Reife Pollenkörner, mit Jodgrün-Safranin tingirt. Das Cytoplasma war roth, alle Zellkerne blau.

Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.

Mit einer lithographischen Tafel.

Die Zahl der Arbeiten, durch welche „Attractionssphären“ und „Centrosomen“ in thierischen Zellen nachgewiesen werden, wächst ganz bedeutend an [1]), und dieser Nachweis ist bereits an so verschiedenen Orten im Thierreiche gelungen, dass die Wahrscheinlichkeit dafür spricht, diese Gebilde seien ein ständiges Element der thierischen Zelle. Eine ähnliche Perspective hat sich auch für das Pflanzenreich eröffnet. Guignard gelang es [2]), nach entsprechender Modification der Färbungsmethoden, die Attractionssphären und die Centrosomen auch für die Pflanzenzellen sicherzustellen. Am besten bewährte sich ihm, an den mit absolutem Alcohol fixirten Objecten, eine Behandlung der Präparate mit 10-proc. Zinksulfatlösung oder mit Ammoniumalaun und hierauf mit Hämatoxylin. Er wandte auch mit Erfolg Orseille in verdünnter, wässriger Lösung und hierauf Eosin-Hämatoxylin an. Die rothe, beziehungsweise rosenrothe Färbung des Cytoplasma wiedersteht dem absoluten Alcohol, und die Attractionssphären, vornehmlich aber die Centro-

1) Ich verweise auf die Zusammenstellung der Litteratur in Martin Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für v. Koelliker, 1892, p. 137, Anm. 2.

2) Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales. Compt. rend. de l'Acad. d. sc., 9. März 1891.

somen, treten alsdann dunkler tingirt hervor[1]). In solcher Weise war es Guignard möglich, die Attractionssphären und deren Centrosomen nachzuweisen an den ruhenden und in Theilung begriffenen Zellkernen der Pollenmutterzellen und der Pollenzellen mehrerer Monocotylen, in den Embryosäcken dieser Pflanzen, in dem Endosperm verschiedener Gewächse, in dem Mikrosporangium von Isoëtes, den Sporangien verschiedener Farnkräuter[2]) und in den Staubfadenhaaren von Tradescantia[3]). Man würde aber, fügt Guignard hinzu, sich einer Illusion hingeben, wollte man meinen, dass die Attractionssphären der Pflanzen ebenso leicht sichtbar zu machen seien, als diejenigen der Thiere[4]). Besonders störend wirken, nach Guignard, bei Pflanzen die Niederschläge, die sich beim Fixiren in den Attractionssphären bilden. Auch würden die tingirten Attractionssphären meist wieder unkenntlich in aufhellenden Oelen und in Balsamen, daher sich ihr Studium in Glycerin-Gelatine, besser noch in 10 Proc. mit Gelatine versetztem Chloralhydrat empfehle[5]).

Guignard giebt für die von ihm untersuchten pflanzlichen Attractionssphären und Centrosomen an[6]), dass sie neben dem ruhenden Zellkern kleine Sphären bilden, welche aus einem Centrosom bestehen, das von einem durchsichtigen Hof umgeben ist, der nach aussen wieder von einem körnigen Kreise umgrenzt wird. Radiale Strahlen um diese Sphäre treten erst dann deutlich auf, wenn sich der Kern zur Theilung

1) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, p. 167.

2) l. c. p. 268.

3) l. c. p. 169.

4) l. c. p. 167.

5) l. c. p. 168.

6) l. c. p. 268.

anschickt. — Diese Beschreibung pflanzlicher Attractionssphären stimmt zu der eingehenden Untersuchung, welcher Martin Heidenhain diese Gebilde in den weissen Blutkörperchen des Salamanders unterwarf[1]. Nur nimmt Heidenhain auch eine strahlige Structur im Innern der Sphäre an[2]. Nach alledem handelt es sich in den Attractionssphären um abgegrenzte Elemente des Zellleibes, welchen demgemäss auch eine morphologische Bezeichnung zukommt. Statt „Attractionssphäre", welche einen physiologischen Begriff in sich schliesst, werde ich im Folgenden daher für die Sphäre im Innern jener sternförmigen Figur, die von ihrem Entdecker Fol den Namen Aster erhielt, „Astrosphäre" schreiben[3]. Die „Centrosomen" führen bereits eine morphologische Bezeichnung, die ihnen demgemäss auch bleiben kann[4]. Als physiologische Gesammtbezeichnung, welche die wahrscheinliche Function dieser Gebilde ausdrücken soll, will ich mit Fol[5] hier „kinetisches Centrum" brauchen. Als morphologische Gesammtbezeichnung für die Astrosphäre und das von ihr umschlossene Centrosom möchte ich aber „Centrosphäre" in Vorschlag bringen.

---

1) Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für v. Koelliker, 1892.

2) l. c. p. 143.

3) Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jen. Zeitschrift f. Naturwiss., Bd. VII, 1873, p. 476.

4) Dieselben wurden von Ed. Van Beneden bei den Dicyemiden entdeckt und zunächst als corpuscules polaires bezeichnet. Recherches sur les Dicyémides, 1876, p. 64; Bull. de l'Acad. roy. de Belg., 2. sér., T. XLI und XLII, 1876.

5) Le quadrille des centres. Archives des sciences physiques et naturelles de Genève, 3. par., T. XXV, 15. Avril 1891. Sep.-Abdr. p. 1.

Bei der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, kam es mir vor allem darauf an, das Vorhandensein der Centrosphären auch für die Algen nachzuweisen. Auf diese Weise sollte meinem speciellen Zwecke gedient und zugleich ein weiterer Schritt zur Feststellung der allgemeinen Verbreitung dieser Elemente des Zellkörpers gemacht werden. In der Erinnerung schwebte mir Sphacelaria scoparia als eine Alge vor, bei welcher die Anordnung im Cytoplasma auf das Vorhandensein bestimmter kinetischer Centren hinweist. Ich hatte die Theilungsvorgänge bei jener Alge im April 1880 im Mittelmeer studirt und beschloss nun die Untersuchung zu wiederholen. Die Schilderung, die ich seinerzeit [1]) von den Theilungsvorgängen der Zellkerne und der Zellen bei Sphacelaria scoparia entwarf, finde ich auch jetzt noch zutreffend, nur muss dieselbe entsprechend ergänzt werden. Auch auf die Bilder, die ich damals veröffentlichte, kann ich im Wesentlichen noch hinweisen [2]). Die kinetischen Centren fanden damals nicht eine entsprechende Berücksichtigung, wenn auch die durch dieselben veranlassten Anordnungen des Cytoplasma zum Theil in den Zeichnungen angedeutet sind. Da der Inhalt der Sphacelaria-Zellen in Alcohol schrumpft, sah ich mich wieder auf die mit 1-proc. Chromsäure fixirten Objecte angewiesen. Die Pflanze wurde zu verschiedenen Tageszeiten in Antibes aus dem Meere geholt und entweder direct oder nach mehrstündigem Verweilen in Behältern mit Seewasser, auch des Nachts, in die 1-proc. Chromsäure eingelegt. Nach 24 Stunden wusch ich die Präparate gut mit Seewasser aus, liess sie noch 24 Stunden in Seewasser, das öfters gewechselt wurde, liegen und bewahrte das Material schliesslich in See-

---

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., 1880, p. 196.
2) l. c. Taf. XIII, Fig. 37—47.

wasser auf, dem ich einige Stückchen Kampher zusetzte. Für die Untersuchung tingirte ich die Objecte zum Theil mit alcoholischem Boraxcarmin, zum Theil mit einer violetten, wässrigen Lösung von Säurefuchsin und Methylenblau, zum Theil mit dem neuerdings für Centrosomenfärbung von Martin Heidenhain empfohlenen Rubin S, sowie dem Ehrlich-Biondi'schen Farbengemisch, das aus Orange G, Rubin S und Methylgrün 00 besteht [1]), zum Theil mit Delafield'schem Hämatoxylin; endlich auch mit Eosin-Hämatoxylin nach der von Guignard angewandten Methode. Die zahlreichen anderen Färbungen, die ich versuchte, lasse ich, da sie weniger gute Resultate gaben, hier unerwähnt. Untersucht wurde in dem von Guignard empfohlenen 10-proc. Chloralhydrat, beziehungsweise in der 10-proc. Chloralhydrat-Gelatine. Die letztere durfte nur relativ dünnflüssig angewandt werden und musste sich durch Verdunstung des Wassers concentriren, da sonst die Präparate schrumpften. Die schönsten Bilder erhielt ich bei Sphacelaria mit Boraxcarmin an Präparaten, die einige Tage hierauf in 10-proc. Chloralhydrat lagen, doch waren es auch da stets nur einzelne Zellen, welche die Astrosphären und Centrosomen deutlich zeigten. In allen Präparaten jeglicher Färbung trat hingegen die strahlige Anordnung des Cytoplasma hervor und wies ebenso deutlich auf das Vorhandensein der kinetischen Centren, als auch auf die von denselben eingenommenen Stellen hin. Diese Anordnungen waren nicht weniger deutlich in frischen Objecten, trotzdem dort die Zellkerne selbst und ihre nächste Umgebung von dunklen Körpern verdeckt erschienen. Da die Körper in 1-proc. Chromsäure schwinden, ausserdem von Alcohol gelöst, von 1-proc. Osmiumsäure schwarz tingirt

---

1) Martin Heidenhain, l. c. p. 116.

werden, sich in Jodlösung braun färben, so sind dieselben für Oeltropfen zu halten.

An der Polseite eines in den Ruhezustand eintretenden Zellkerns lässt sich in günstigen Fällen eine Astrosphäre, mit einem sehr kleinen Centrosom im Innern, unterscheiden (Fig. 1, die untere Zelle). Die Strahlung im umgebenden Cytoplasma erleichtert ihr Auffinden. Die Astrosphäre erscheint, soweit Niederschläge in ihrem Innern durch das Reagens nicht veranlasst wurden, von homogenem Plasma gebildet und zeigt auch annähernd diejenige Grösse, die sich für Phanerogamen aus den Abbildungen von Guignard ergiebt. Die sichere Unterscheidung der überaus kleinen Centrosomen stösst auf besondere Schwierigkeiten.

Während der neu erzeugte Tochterkern in den Ruhezustand tritt, theilt sich sein Centrosom, und die Astrosphäre folgt weiterhin dieser Theilung (Fig. 2). Die Strahlung des angrenzenden Cytoplasma ist zunächst, solange die beiden Centrosomen wenig von einander abstehen, gemeinsam nach denselben gerichtet, und erst mit der Trennung der Astrosphären tritt auch eine deutliche Sonderung in der Strahlung ein. Soll alsdann der ruhende Zellkern in ein neues Theilungsstadium eintreten, so beginnen seine beiden Astrosphären auseinander zu rücken (Fig. 3 und 4). Durch ihre Lage wird unter Umständen die Gestalt des Zellkerns etwas beeinflusst, so dass er im optischen Durchschnitt kantig erscheint (Fig. 4). Weiterhin rücken die Astrosphären an die Pole der zukünftigen Theilungsfigur (Fig. 1, obere Zelle), während der Zellkern selbst kaum merkliche Veränderung in seinem Innern zeigt und sein grosses Kernkörperchen noch führt. Hierauf freilich beginnt er sich zu strecken, wird spindelförmig, während zugleich die Abgrenzung seiner Wandung an den Polen schwindet. So erscheint der Zellkern jetzt an seinen

beiden Polen offen, in unmittelbarem Anschluss an die Astrosphären. Nicht selten bleiben die Astrosphären in etwas seitlicher Lage an dem Zellkern stehen, ohne genau die gegenüberliegenden Stellen an demselben zu erreichen, und demgemäss zeigen sich auch die Stellen, an denen die Kernwandung schwindet, einseitig verschoben. Unsere Figur 5 führt einen solchen Fall vor [1]). Erst nach dem Schwinden der Kernwandung an den Polen wird das grosse Kernkörperchen im Zellkern gelöst. Es bildet sich nunmehr die Kernspindel aus, deren Kernplatte aus sehr kleinen Segmenten besteht. Diese Kernplatte ähnelt sehr derjenigen von Spirogyra, so dass meine Figuren für letztere hier zur Erläuterung dienen mögen [2]). Auch das Auseinanderweichen der Tochtersegmente vollzieht sich wie dort, und nur wenige Verbindungsfäden sind alsbald zwischen den beiden Kernanlagen zu sehen. Die Zellplatte wird demgemäss auch hier nicht in den Verbindungsfäden angelegt, jedoch auch nicht in Gestalt einer von aussen nach innen fortschreitenden Leiste, wie bei Spirogyra. In dem lockeren Gerüstwerk aus Cytoplasma, welches

---

1) Diese Figur ist auch dadurch interessant, dass sie, vor jeder äusserlich sichtbaren Formveränderung an der Scheitelzelle, den Zellkern derselben in schräger Stellung zeigt, der Richtung entsprechend, in welcher die Scheitelzelle sich vorwölben und eine Zweiginitiale abgeben soll. Die alternirenden Zweige von Sphacelaria scoparia liegen in derselben Ebene, doch zeigt nach Kolderup Rosenvinge (Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia, Bot. Tidsskrift, Bd. XVII, Heft 4, 1888) auch bei den Polysiphonien, deren Blätter spiralig angeordnet sind, der Zellkern in ganz entsprechender Weise durch seine Orientirung die Stelle an, an der das Blatt aus dem Segment sich hervorwölben soll.

2) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Histol. Beitr., Heft 1, 1888, Taf. I.

die beiden jungen Tochterkerne verbindet, bilden sich vielmehr quere Brücken aus, die sich allmählich zu einer vollständigen äquatorialen Platte ergänzen. An dieser Plasmawand sammeln sich die Oeltropfen an, welche die frischen Objecte zeigen. Sie halten sich zunächst an die Mitte dieser Wand und breiten sich dann über dieselbe vollständig aus. In der Mitte der Wand sind sie bis zuletzt stärker angehäuft, so dass der optische Durchschnitt im frischen Zustande die „Zellplatte“ spindelförmig gestaltet zeigt. Die Cytoplasmawandung wird hierauf in eine Wand aus Zellhautstoff verwandelt, von der sich die Oeltropfen zurückziehen, um wieder nach den Zellkernen zu wandern. Unsere Figur 1 zeigt in der unteren Zelle die cytoplasmatische Zellplatte noch vor ihrer vollen Ausbildung, für die übrigen Zustände, sowie für weitere Einzelheiten, verweise ich auf meine ältere Veröffentlichung [1]). Die jungen Tochterkerne bleiben längere Zeit an ihrer Polseite zugespitzt. In Berührung mit dieser Spitze kann man die Astrosphäre mit ihrem Centrosom finden. Dort wird die Kernwandung erst spät ausgebildet und sie fehlt zunächst auch noch, wie unsere Figur 7 zeigt, nach dem Auftreten der Kernkörperchen. Zur Zeit, wo die Zellplatte aus Cytoplasma fertiggestellt ist, sind die Zellkerne an ihren Polen abgerundet und abgeschlossen (Fig. 1, untere Zelle).

Durch die vorausgehende Schilderung dürfte das Vorhandensein von Astrosphären und Centrosomen für eine Alge sichergestellt sein, und da der Nachweis dieser Gebilde sich nunmehr über sehr weite Gebiete des Thier- und Pflanzenreichs erstreckt, so kann wohl deren allgemeine Verbreitung als höchst wahrscheinlich gelten. Sie dürften überall vorhanden sein, wo sich eine Trennung des Protoplasma in

---

1) l. c. p. 197 und die Figuren 37—47, Taf. XIII.

Cytoplasma und Zellkern vollzogen hat. Auch für die mit den Conjugaten-Algen nahe verwandten Diatomeen hat Bütschli das Vorhandensein von Centrosomen vor kurzem nachgewiesen [1]). Nach Bütschli's Schilderung würde eine von ihm untersuchte grosse Surirella-Art sogar ein ganz besonders günstiges Object sein, um die Centrosomen nicht nur im fixirten Zustande, sondern auch im Leben zu beobachten. Der Zellkern dieser Diatomee ist nierenförmig und das Centrosom liegt in dessen Einbuchtung. Es erscheint im Leben als ein rundes, ziemlich dunkles Körperchen, nach welchem die Strahlung des umgebenden Cytoplasma centrirt ist. An den mit Jodalcohol fixirten und mit Delafield'schem Hämatoxylin tingirten Surirellen tritt das Centrosom mit derselben blauen Farbe wie das Kerngerüst hervor, während sich die Körnchen im Cytoplasma und im Zellkern roth tingiren. Das Centrosom theilt sich, so wie wir es auch bei Sphacelaria gefunden, bevor im Zellkern eingreifende Veränderungen zu bemerken sind. Dadurch unterscheidet sich Sphacelaria, wie die genannte Diatomee, von den durch Guignard untersuchten Gefässpflanzen, bei welchen das Centrosom sich während der Theilung des Mutterkerns schon verdoppelt zur Zeit, wo die beiden Tochterkernanlagen nach den Polen der Kernspindel wandern [2]).

Die Strahlung um die kinetischen Centren wird im Cytoplasma pflanzlicher Zellen weit schwächer als in denjenigen der Thiere ausgebildet, und daraus erklärt sich die geringere Beachtung, welche diese Strahlung bei den Pflanzen fand.

---

1) Ueber die sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung, Verh. des Naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg, Bd. IV, 1892, p. 535, und ebendas. für Centrosomen bei Pinnularia in einer Mittheilung über die Bewegung der Diatomeen, p. 586.

2) l. c. p. 269.



Mit dieser geringeren Entwicklung einer Strahlung im Cytoplasma hängt jedenfalls auch die weniger markirte Ausbildung der kinetischen Centren zusammen, welche erst im Anschluss an die Untersuchungen auf thierischem Gebiete auch für Pflanzen sichergestellt werden konnten. Der Umstand, dass die Strahlungen im Cytoplasma sich in thierischen Zellen so deutlich herausheben, ja selbst an frischem Material leicht zu sehen sind, hat schon die ersten Beobachter der Kerntheilung auf jenem Gebiete veranlasst, sich mit demselben näher zu befassen. So sind dort die Bezeichnungen der „Astern“ entstanden. In pflanzlichen Zellen treten von jenen um die Centrosphären sich ausbildenden Strahlen nur diejenigen scharf hervor, die sich als Spindelfasern in der Höhlung des Zellkerns bei der Theilung ausbilden. Die genetische Uebereinstimmung dieser Spindelfasern mit den Strahlen im angrenzenden Cytoplasma konnte aber nur wieder in thierischen Zellen erkannt werden, wo auch die Strahlung im Cytoplasma stark entwickelt ist.

Die Ansammlung der strahlenbildenden Substanz während jeder Kerntheilung um die beiden Centrosphären hat zur Folge, dass jene Substanz in annähernd gleicher Menge auf die beiden Tochterzellen vertheilt wird. In Pflanzenzellen mit kaum sichtbarer oder überhaupt nicht sichtbar zu machender Polstrahlung, wird von jener strahlenbildenden Substanz zunächst der auf die Spindelfasern entfallende Theil in gleichen Mengen den beiden Tochterzellen zugewiesen. Doch damit ist seine Halbirung nicht abgeschlossen, vielmehr sehen wir das gleiche hyaline Cytoplasma, welches die Spindelfasern bildet, sich in gleicher, fadenförmiger Differenzirung im Aequator der Mutterzelle zu den Verbindungsfäden sammeln. Diese Fäden werden dann bei Ausbildung der Scheidewand in ihrer Mitte durchschnitten und

zu gleichen Hälften somit auf die neuen Zellkörper vertheilt. Es ist das nicht eine so peinlich durchgeführte Theilung, wie die durch Längsspaltung der Chromosomen (Kernsegmente), aber doch eine solche, die annähernd gleiche Substanzmengen liefert. Die Ansammlung dieses hyalinen Cytoplasmas im Aequator der sich theilenden Zelle steht somit nicht allein zur Bildung der Scheidewand in Beziehung, sie hat vor allem auch die Halbirung dieses Plasmas selbst zur Folge. Auch wo eine Zelltheilung auf die Kerntheilung nicht folgt, wird dieses hyaline Cytoplasma halbirt und so den einzelnen Zellkernen zugewiesen. Das kann man bei der Theilung solcher Pollenmutterzellen, die simultan ihre Scheidewände ausbilden, besser noch während der freien Kerntheilung im Wandbeleg der Embryosäcke und in anderen ähnlichen Fällen sehen. Jede Kerntheilung wird von Zellplattenbildung begleitet und die halbirten Verbindungsfäden auf die neuen Zellkerne vertheilt. So kommt es, dass, wenn die volle Zahl von Zellkernen erreicht ist und bleibende Scheidewände zwischen denselben erzeugt werden sollen, sich um einen jeden Zellkern die gleiche Menge der strahlenbildenden Substanz einfindet. Systeme von Verbindungsfäden treten so im Wandbeleg der Embryosäcke allseitig um jeden Zellkern auf, denselben zum Mittelpunkte eines sonnenähnlichen Bildes machend. — In denjenigen Fällen aber, wo auch im Pflanzenreich die Zelltheilung nicht mit Zellplattenbildung verbunden ist, wie beispielsweise bei Sphacelaria, da sind ähnliche Bedingungen wie im Thierreich gegeben, welche demgemäss auch zu ähnlicher Strahlenbildung um die Pole, wie sie dort allgemein verbreitet ist, führen.

Auf die besondere Bedeutung der die Spindelfasern und Verbindungsfäden bildenden Substanz war ich schon früher aufmerksam geworden, und ich hatte dieselbe als formatives

Cytoplasma unterschieden [1]). Im Wesentlichen für die nämliche Substanz der Zelle, welche im Moment der Theilung die „chromatische Kernspindel mit den beiden Polstrahlungen darstellt", hat vor kurzem Boveri [2]) die Bezeichnung Archoplasma vorgeschlagen. Eine Bezeichnung, welche die Beziehung dieser Substanz zu den kinetischen Centren, der Karyokinese und der Zelltheilung oder Cytokinese zum Ausdruck bringt, scheint mir entsprechender, und ich schlage daher Kinesiplasma, oder, was kürzer und zulässig, „Kinoplasma" vor. Die Wahl dieser Bezeichnung soll im Verlauf dieser Arbeit noch weiter gerechtfertigt werden. So viel wollen wir aber bereits festhalten, dass es sich im Kinoplasma um denjenigen hyalinen Bestandtheil des Protoplasmas handelt, an dem sich die activen Bewegungsvorgänge abspielen, dessen Bewegungen aber unter dem Einfluss der kinetischen Centren stehen.

Boveri hat zur Charakteristik seines Archoplasma [3]) angegeben, dass es sich gegen Pikrin-Essigsäure anders als die übrigen Bestandtheile des Cytoplasma verhalte. Während alle übrigen Bestandtheile der Zellsubstanz verquellen, soll die Structur der Kerne und das Archoplasma sich allein erhalten. Doch ist diese Reaction, wie Boveri hinzufügt, unsicher und in ihrem Eintreten von nicht controlirbaren Einflüssen beherrscht. Bestimmt hat sich gegen den Werth

---

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884, p. 108.

2) Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, Stzber. der Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. in München, Bd. III, Heft 2, 1887, und Zellen-Studien, Heft 2, Jena 1888, p. 61.

3) Zellen-Studien, Heft 2, 1888, p. 62.

derselben Heidenhain ausgesprochen [1]). Es fehlt somit noch ein sicheres Reagens, um bestimmte Unterscheidungen innerhalb des Cytoplasma vorzunehmen, denn auch Frank Schwarz konnte in seinen speciell der chemischen Zusammensetzung des pflanzlichen Protoplasma gewidmeten Studien [2]) nur einen constanten Bestandtheil des Cytoplasma, das Plastin, beziehungsweise Cytoplastin, unterscheiden. Derselbe ist unlöslich in 10-proc. Kochsalzlösung und in 10-proc. schwefelsaurer Magnesia. In Dinatriumphosphat höherer Concentration wird es gelöst, quillt in Kalkwasser, ohne sich zu lösen. Verdünnte Kalilauge löst das Plastin, concentrirte Lauge verwandelt es meist in eine Gallerte. Concentrirte Essigsäure bringt es zum Aufquellen, niemals zur Lösung. In verdünnter Salzsäure ist es unlöslich, quillt aber zum Theil; in concentrirter Salzsäure wird es ohne Aufquellen fixirt. Bei Einwirkung von Pepsin wie von Trypsin bleibt vom Cytoplasma ein unverdaulicher Rest zurück, der sich nicht weiter verändert. Diese Volumenveränderung soll aber nicht durch die Verdauung des Plastins, sondern einerseits durch das Schrumpfen desselben, andererseits durch die Entfernung aller löslichen Stoffe veranlasst sein. Das Plastin widersteht somit nach Frank Schwarz sowohl der Pepsin- wie Trypsin-Verdauung, es widersteht auch der concentrirten Salz- und Salpetersäure, in verdünnter Sodalösung und phosphorsaurem Natron tritt Quellung ein, ebenso ist die Quellung in etwas concentrirterer Kochsalzlösung gering, in destillirtem Wasser bleiben die

---

1) Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für v. Koelliker, 1892, p. 154.

2) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma, in: Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. V, 1887, p. 1

Verdauungsreste unverändert, und nur verdünnte Kalilauge bewirkt Lösung [1]).

Alle die angeführten Reactionen treffen übereinstimmend diejenige Substanz des Cytoplasma, welche als Cytohyaloplasma schon länger unterschieden wird. Sie beziehen sich auch auf die Hautschichten derselben. Nun zeigt aber jedes Theilungsbild klar, dass diejenige Substanz, welche wir Kinoplasma nennen, nur einen Theil jenes früheren Cytoplasma darstellt und demgemäss auch von demselben unterschieden werden muss. Verhält sich dieses Kinoplasma den bisher angewandten Mitteln gegenüber auch so wie das übrige Hyaloplasma, so fällt doch in Theilungsbildern, die mit concentrirter Salzsäure behandelt werden, die Schärfe auf, mit der es sich in dem Bilde zeichnet. Es erfährt an dem fixirten Object keinerlei Veränderung und kann als der der concentrirten Salzsäure am besten widerstehende Zellbestandtheil gelten. Dieses schärfere Hervortreten bei Behandlung mit concentrirter Salzsäure kann somit zur Kenntlichmachung des Kinoplasma zunächst verwerthet werden. Ich habe im Besonderen concentrirte, rauchende Salzsäure zu diesem Zwecke angewandt.

Vor Jahren schon war mir aufgefallen [2]), dass bei Oedogonium der centrale Zellkern der zur Schwärmsporenbildung sich anschickenden Zelle eine Wanderung nach der Zellwandung ausführt, und zwar dorthin, wo die sog. Mundstelle der Schwärmspore angelegt werden soll. Nach Anlage der Mundstelle kehrt der Zellkern in seine frühere Lage zurück. Ich

---

1) Vergl. Frank Schwarz, l. c. p. 160—180, und auch die Zusammenstellung in meinem Botanischen Practicum, II. Aufl., p. 590.

2) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., 1880, p. 81.

wusste damals kaum eine Vermuthung über die Bedeutung dieses Vorganges auszusprechen, jetzt erscheint er mir in einem neuem Lichte, jetzt muss ich ihn in Beziehung zu der Thätigkeit der kinetischen Centren bringen. — Die sich zur Schwärmsporenbildung anschickenden Zellen von Oedogonium füllen sich mit Inhalt an. Ihr Saftraum schwindet, während ihr wandständiger Zellkern zugleich mittelständig wird. Hierauf verlässt der Zellkern diese centrale Lage und bewegt sich nach derjenigen Stelle der Zelle hin, an welcher die Mundstelle der Schwärmspore gebildet werden soll. Er erreicht hierbei fast die Oberfläche des Zellkörpers, welche sich ihm ein wenig entgegensenkt (Fig. 8). Ich habe berechtigten Grund, jetzt anzunehmen, dass diese Einsenkung der Oberfläche nach der Centrosphäre gerichtet ist, letztere somit durch ihre Einwirkung die Bildung der Einsenkung veranlasst. Unter demselben Einfluss der Centrosphäre beginnt sich jetzt auch Kinoplasma an derselben anzusammeln. Diese Ansammlung fängt an der tiefsten Stelle der Einsenkung an (Fig. 8) und setzt sich an den Seiten derselben fort (Fig. 9). Nachdem sie aber ein bestimmtes Maass erreicht hat, beginnt der Zellkern gegen das Innere der Zelle wieder zurückzuweichen (Fig. 10). Die feinkörnige Substanz der Ansammlung wird von aussen nach innen homogener, und alsbald wachsen frei aus deren Rande zahlreiche feine Cilien hervor. Von dem angesammelten Kinoplasma aus bilden sich auch Strahlen in das Innere des Zellkörpers. Eine Anzahl derselben trifft auf den Zellkern, andere setzen sich seitlich in dem Cytoplasma fort. Nach dem Zellkern sind diese Strahlen nicht gerichtet, derselbe kann unter Umständen in eine seitliche Lage zu denselben gerathen (Fig. 11). — Um die Zeit, wo die kinoplasmatische Ansammlung an der zukünftigen Mundstelle der Schwärmspore beginnt, geht

die Hautschicht der Zelle eine bestimmte Veränderung ein. Der Inhalt der Zellen beginnt zu gleicher Zeit am lebenden Object sich an seinen Ecken abzurunden[1]). Die in 1-proc. Chromsäure fixirten Präparate zeigen jetzt den körnigen Zellinhalt etwas contrahirt und zwischen ihm und der Zellwand die feinkörnig erscheinende Hautschicht. Auf späteren Zuständen, wenn die Schwärmsporen-Anlage ihrer Reife naht, ist aus dieser Hautschicht ein homogenes Häutchen hervorgegangen, das der Zellhaut dicht angeschmiegt ist und daher kaum sich unterscheiden lässt. Es hängt stellenweise durch feine Plasmafäden mit dem contrahirten Körper zusammen. Die bekannte farblose Blase, welche von der austretenden Schwärmspore sich abhebt, ist somit nicht eine innerste, veränderte Schicht der Zellwandung, vielmehr die veränderte Hautschicht des Sporangiums. In diesem Sinne hat sie einst schon Ferdinand Cohn[2]) gedeutet, später aber wurde sie, namentlich von Walz[3]), für eine Zellwandschicht erklärt. Walz giebt eine Differenzirung der Wand des Sporangiums bei diesem Vorgang in zwei Schichten an, die directe Beobachtung lässt hiervon aber thatsächlich nichts erkennen. — Wichtig ist, hervorzuheben, dass, trotzdem im Sporangium von Oedogonium nur eine Schwärmspore erzeugt wird, die Hautschicht an ihrer Bildung nicht betheiligt ist. Die Schwärmspore erhält eine eigene neue Haut. Daher erscheint es gerechtfertigt, diesen Vorgang als die Bildung einer

1) Vergl. auch Pringsheim, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I, p. 26.

2) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nova Acta, 1854, Bd. XXIV, p. 232.

3) Ueber die Entleerung der Zoosporangien. Bot. Ztg., 1870, Sp. 691.

neuen Zelle, als Vollzellbildung zu bezeichnen. Auch in allen anderen Fällen werden wir die Hautschicht des Sporangiums von der Bildung der Schwärmsporen ausgeschlossen sehen, mit ihr zugleich, bei einer Mehrzahl der Producte, die innere Hautschicht, welche das Zelllumen umgiebt. Dasselbe, wie für Schwärmsporen, gilt auch für Gameten, Spermatozoiden und Eier, wo mit dem Vorgang der Neubildung die Erzeugung einer ganz neuen Individualität verbunden ist. — Die Cilien der Schwärmspore werden, wie schon kurz angegeben wurde, nicht an der Oberfläche des Schwärmsporenkörpers erzeugt, wachsen vielmehr aus dem Rande der linsenförmigen Mundstelle (Fig. 14), in Gestalt kurzer Höcker hervor, die sich langsam verlängern. Der Vergleich drängt dazu, auch in diesen Cilien nur Plasmastrahlungen zu erblicken, die, zum Unterschied der im Innern des Cytoplasma fortschreitenden, frei nach aussen treten. Die Insertionsstelle einer jeden Cilie ist durch ein kleines Knötchen bezeichnet.

Es pflegen in einem Zellfaden alle Mundstellen in einer Ebene zu liegen, meist alle auf derselben, gelegentlich eine auf der entgegengesetzten Seite. Daher ist wohl anzunehmen, dass äussere Einflüsse deren Lage bestimmen.

Der Zellkern rückt in der Zelle, während er sich von der Mundstelle fortbewegt, meist über die Mitte hinaus und kommt erst an der entgegengesetzten Seite zum Stillstand. Er ist für gewöhnlich abgeflacht und mit seiner Längsaxe parallel der Seitenwand gerichtet.

Nachdem die Schwärmspore fertiggestellt wurde, klappt die Wandung, in bekannter Weise, nahe dem einen Ende der Mutterzelle, deckelartig auf, und die Schwärmspore beginnt hervorzutreten. Dabei hebt sich die farblose Blase von ihrem Körper ab. Diese Blase quillt im umgebenden

Wasser auf und gewinnt an Umfang. Durch wasserentziehende Mittel lässt sich das Volumen der Blase vermindern, ja zu Beginn des Vortretens kann man sie zum Rückzug in das Sporangium zwingen [1]). Während ihres Austritts aus dem Sporangium bildet die Schwärmspore ihre ursprüngliche Queraxe zur Längsaxe aus: sie streckt sich rechtwinklig zur Längsaxe des Sporangiums. Die Abrundung der Schwärmspore, welche mit dieser Formveränderung verbunden ist, mag auf Oberflächenspannung beruhen, und die Mundstelle, in Folge der von ihr aus ausgehenden Wirkung, vielleicht auch zugleich als Ort geringsten Widerstandes, zum vorderen, vorspringenden Ende der Schwärmspore werden. Die Schwärmspore beginnt schon innerhalb der Blase sich zu bewegen. Bevor dies geschieht, liegen ihr die Cilien ruhig an. Die Blase wird alsbald an einer Stelle aufgelöst, und die Schwärmspore eilt nun davon. Der Zellkern nimmt in der fertigen Schwärmspore annähernd centrale Stellung ein. In der Nähe des Mundflecks ist der rothe Pigmentfleck, „das Stigma", zu finden.

Die Schwärmspore setzt sich nach längerem Umherschwimmen meist mit dem Mundende fest, kann aber auch frei zur Ruhe kommen. Sie zieht ihre Cilien ein und umgiebt sich mit einer zarten Haut. Der festsitzende Keimling bildet eine gelappte Haftscheibe aus, der freie streckt sich an seiner Basis haarförmig. Unter allen Umständen wird an der Basis ein Klebstoff ausgeschieden, der sich mit Boraxcarmin intensiv tingirt [2]). Der Zellkern bleibt während

---

1) Vergl. Walz, l. c. Sp. 691.

2) Vergl. auch Pringsheim, l. c. p. 55, und Wille, Algologische Mittheilungen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVIII, 1887, p. 458.

der Keimung dauernd von der früheren Mundstelle entfernt. Sollte er dort die Astrosphäre mit dem Centrosom zurückgelassen haben, so wäre sein erneuertes Hinwandern nach der Basis des Keimlings, zum Zweck der Wiedervereinigung mit demselben, zu erwarten. Das findet aber nicht statt und bestärkt uns in der Ansicht, dass die Centrosphären den Zellkern bei seiner rückläufigen Bewegung in der Schwärmsporenanlage gleich begleitet haben. Nach dem, was wir von der Bewegung der Spermakerne in den Eiern wissen, ist überhaupt eine Wanderung des Zellkerns nach einem bestimmten Ziele hin ohne Begleitung des kinetischen Centrums kaum anzunehmen. In den Eiern geht dieses Centrum dem Spermakern deutlich leitend voraus.

Manche der Vorstellungen, die wir an den Schwärmsporen von Oedogonium gewonnen haben, erhalten eine gewichtige Stütze durch den Bau und das Verhalten der Schwärmsporen von Vaucheria sessilis. Zunächst hatte Schmitz[1]) nachgewiesen, dass die farblose Plasmaschicht, welche die Schwärmsporen von Vaucheria sessilis umkleidet, sehr zahlreiche Zellkerne in einfacher Schicht und regelmässiger Anordnung führt. „Jedem Zellkern entspricht ein Paar Cilien, die an der Oberfläche der farblosen Plasmaschicht entspringen und paarweise einem kleinen, dichteren Knötchen dieser Oberfläche angeheftet sind.“ Ich selbst habe hierauf eine eingehende Schilderung der Entwicklung und des Baues der Schwärmspore derselben Vaucheria in meinem Zellenbuche[2]) gegeben und durch Abbildungen erläutert. Eine Nachprüfung

---

1) Ueber die Zellkerne der Thallophyten. Stzber. der Niederrh. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 4. Aug. 1879, Sep.-Abdr. p. 3.

2) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., 1880, p. 84.

meiner Angaben hat nur zu einer Bestätigung derselben geführt. Die Bildung des chlorophyllfreien Saums beginnt am Scheitel der Schwärmspore und schreitet abwärts fort, ohne dort dieselbe Stärke zu erlangen. An den ungefärbten Saum grenzt nach innen das chlorophyllhaltige Cytoplasma, das am Scheitel der Schwärmspore nur eine Lage von Chlorophyllkörnern birgt, und dann der von feinen Cytoplasmasträngen durchsetzte Saftraum. Entsprechend den Angaben von Schmitz wird die radiale Streifung des chlorophyllfreien Saumes durch die Zellkerne veranlasst. Diese Zellkerne sind hier in einfacher Schicht regelmässig angeordnet. Sie zeigen eiförmige Gestalt (Fig. 16); sind mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Oberfläche, mit ihrem schmäleren Ende nach aussen gerichtet. Genau vor diesem Ende, an der Oberfläche des Saums, liegt ein Knötchen, dem ein Cilienpaar entspringt. Jeder Zellkern führt ein glänzendes Kernkörperchen. Die Bildung der Cilien folgt sofort derjenigen des chlorophyllfreien Saumes [1]). Sie treten als kleine Anschwellung an der Oberfläche desselben vor den Zellkernen auf. Diese kleine Anschwellung streckt sich zu einem Faden, der an seinem Ende knopfförmig angeschwollen ist. Die terminale Anschwellung ist um so kleiner, je bedeutendere Länge die Cilien bereits erreichten. Die fertigen Cilien liegen, wohl stets nach vorn gerichtet, der Schwärmspore im Sporangium an. — Fixirte Präparate verschiedener Reifezustände der Sporangien zeigten hier auch, dass die Hautschicht des Sporangiums an der Bildung der Schwärmspore nicht betheiligt ist. Sie blieb an den mit 1-proc. Chromsäure fixirten Präparaten an der Zellwand haften. Der übrige, etwas zusammengezogene Inhalt zeigt sich durch feine

---

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 85.

Cytoplasmafäden mit dieser Hautschicht verbunden. An entsprechend jüngeren Zuständen contrahirt sich noch der gesammte Sporangiuminhalt; in fast reifen ist die Hautschicht gelöst, nicht mehr nachzuweisen. Walz[1]) ist der Ansicht, dass an dem Austritt der Schwärmsporen von Vaucheria aus den Sporangien ein quellender Stoff nicht betheiligt sei. Denn nachdem wasserentziehende Mittel, wie Glycerin, Zuckerlösung und andere, den Austritt der Zoospore aufgehoben haben, stellt sich derselbe nicht wieder ein, wenn Wasser hinzugefügt wird. Das Oeffnen des Sporangiums könne durch den Druck allein verursacht sein, den die Schwärmspore auf die Sporangiumwand ausübt. Sicher ist jedenfalls, dass die Entleerung der Schwärmspore von Vaucheria durch deren eigene Thätigkeit erfolgt. Die Schwärmspore dreht sich um ihre Axe während der Entleerung und schraubt sich gewissermaassen zu der im Verhältniss engen Oeffnung des Sporangiums heraus. Ich habe früher schon den Fall beschrieben, wo der vordere Theil einer in Entleerung begriffenen Schwärmspore sich von dem hinteren gewissermaassen abgedreht hatte und davoneilte, während der hintere Theil im Sporangium zurückblieb. Da dieser hintere Theil nun weder entleert noch der Oeffnung des Sporangiums angepresst wurde, so kann in der That eine quellende Substanz an der Wand des Sporangiums hier kaum an der Entleerung der Spore betheiligt sein. An einer Schwärmspore, die zur Ruhe kommt, bleiben die Cilien plötzlich stille stehen; dann werden sie eingezogen. Da die Schwärmspore schon während ihrer Bewegung eine zarte Membran ausgebildet hat, muss das Einziehen der Cilien durch diese hindurch erfolgen. Augenscheinlich entsprechen

1) Ueber die Entleerung der Zoosporangien. Bot. Ztg., 1870, Sp. 707.

der Insertion der Cilien bestimmte Oeffnungen in dieser Membran. Das Einziehen der Cilien ist mit einer Contraction der Schwärmspore verbunden, dieselbe wirft in jenem Augenblick Falten an ihrer Oberfläche. Einige Secunden später ist ihre Oberfläche wieder glatt. Hierauf dringen die Chlorophyllkörner bis zur Oberfläche der Spore langsam vor, die Zellkerne ziehen sich gleichzeitig nach dem Innern wieder zurück und kommen alsbald, wie im Körper der fertigen Pflanze, an die Innenseite der Chlorophyllschicht zu liegen. Die Spore rundet sich ab; ihr Saftraum wird central; sie beginnt alsbald zu keimen.

Dass in der Schwärmspore von Vaucheria die Zellkerne in einer bestimmten Beziehung zu den Cilien stehen müssen, ist ohne weiteres klar. Sonst würden diese Zellkerne nicht an die Peripherie der Schwärmspore wandern, und es könnte nicht einem jeden Zellkern genau die Insertion eines Cilienpaares entsprechen. Da wir aber jetzt wissen, dass sichtbare Anordnungen und Differenzirungen im umgebenden Cytoplasma nicht vom Zellkern, wohl aber von der Centrosphäre ausgehen, so lag es nahe genug, auf diese auch hier die sich äussernden Wirkungen zurückzuführen. Der farblose Saum, der sich bei Vaucheria in der ganzen Peripherie der Schwärmspore ansammelt, entspricht der hyalinen Substanz der Mundstelle anderer Schwärmsporen und gilt in unseren Augen als Kinoplasma. Die Zellkerne, die in diesem Saume liegen, mit den von ihnen entspringenden Cilienpaaren, erinnern auffallend an das Bild junger Zellkerne von Sphacelaria mit der vor ihrem Pol befindlichen Centrosphäre und den an diese sich ansetzenden Strahlen. Es lassen sich thatsächlich die einzelnen Zellkerne unserer Figur 16 von Vaucheria mit den Zellkernen in unserer Figur 7 von Sphacelaria ohne weiteres vergleichen. Ich war durch diesen Vergleich zu

Beginn meiner Untersuchungen sogar verführt, das Knötchen, dem die Cilien bei Vaucheria entspringen, für ein Centrosom zu halten, musste alsbald aber von einer solchen Vorstellung absehen. Der Umstand, dass an der Schwärmspore von Vaucheria eine bestimmte Anzahl von Cilien vor jedem Zellkern entspringt, während die Zahl der Strahlen an Centrosphären unbestimmt ist, scheint mir den Vergleich nicht zu stören. Denn die Zahl der Cilien, zu deren Bildung das kinetische Centrum den Impuls giebt, kann ebenso erblich fixirt oder durch bestimmte Einflüsse bestimmt sein, wie es die Zahl der Spindelfasern durch diejenige der Kernsegmente ist.

Doch es könnte scheinen, als wenn Bau und Entwicklung der Schwärmspore von Oedogonium und Vaucheria extreme Vorkommnisse wären, wenig geeignet, allgemeine Gesichtspunkte einzuleiten. Vergleichende Untersuchungen bringen jene Fälle aus ihrer scheinbar isolirten Lage heraus und lassen dieselben dann um so lehrreicher erscheinen.

So sind mir gewisse Phasen in der Entwicklungsgeschichte der Schwärmspore von Cladophora thatsächlich erst durch den Vergleich mit Oedogonium und Vaucheria verständlich geworden.

Ich war auf die Schwärmsporenbildung bei Cladophora schon in meinem Zellenbuche näher eingegangen [1]); ich wiederholte während des letzten Frühjahrs in Antibes meine Untersuchungen an den marinen Arten: Cladophora laetevirens und C. lepidula. — Wie ich das seinerzeit schon geschildert habe, führen die einzelnen vielkernigen Abschnitte dieser Alge, die uaum als Zellen zu bezeichnen sind, an ihrer Wandung eine ketzförmig durchbrochene Chlorophyllschicht, in welcher zahl-

1) l. c. p. 72.

reiche grosse Pyrenoïden und zerstreute, kleine Stärkekörner liegen. An der Innenseite der Chlorophyllschicht lassen sich die Zellkerne nachweisen, die ich diesmal etwas kleiner als die Pyrenoïden fand. Der Saftraum der Fadenabschnitte wird durch zarte Plasmawände in polygonale Kammern getheilt. Das Alles lässt sich leicht an entsprechend fixirten Fäden mit Hilfe von Carminlösungen nachweisen. Diesmal benutzte ich vorwiegend mit 1-proc. Chromsäure gehärtetes Material, das ich zum Zwecke der Untersuchung mit Renaut'schem Eosin-Hämatoxylin tingirte. Die entscheidenden Färbungen sind auf diese Weise sehr rasch zu erhalten; es genügt, die Fäden für einige Augenblicke in das Farbengemisch zu legen. Die Untersuchung nahm ich meist in 10-proc. Chloralhydratlösung vor. Die Pyrenoïden und das übrige Cytoplasma zeigen sich alsdann rosenroth, die Zellkerne violett gefärbt. — Ich bin auf den Bau der vegetativen Fadenabschnitte hier zurückgekommen, weil man sich denselben für das Verständniss der Schwärmsporenentwicklung vergegenwärtigen muss. Der gegebenen, mit meinen älteren Angaben übereinstimmenden Schilderung möchte ich hinzufügen, dass ich an den Zellkernen nunmehr auch winzige, sich violett färbende, in kleine Sphären eingeschlossene Körnchen fand, die sehr wohl Centrosomen mit ihren Astrosphären sein könnten (Fig. 17, rechts von dem in der Mitte gelegenen Zellkern). Bei der Unmöglichkeit, das Verhalten dieser Gebilde während der Kerntheilung zu verfolgen, darf diese Deutung freilich nur einen grösseren oder geringeren Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Für die gegebene Deutung scheint mir der Umstand zu sprechen, dass ich die in Betracht kommenden Gebilde, soweit sie überhaupt sichtbar waren, stets nur in Einzahl neben einem Zellkern vertreten sah, dass sich dieselben so wie die Kerne färbten, dass sie endlich aus einem Körperchen be-

standen, das die Mitte einer kleinen, sphärischen, sich nur spärlich färbenden Plasmawand einnahm.

In den einzelnen Fadenabschnitten, welche sich zu Sporangien ausbilden, tritt die netzförmige Anordnung des Inhalts schärfer hervor. Die Zahl der Zellkerne wächst durch wiederholte Zweitheilung, und man kann Theilungsstadien jetzt unschwer fixirt zu Gesicht bekommen. Die Chlorophyllschicht zerfällt in zahlreiche Abschnitte; kleinere Stärkekörner treten in grossen Mengen auf, während die Pyrenoïden aufgelöst werden. Schmitz hat zwar, entgegen meiner älteren Angabe[1]), diese Auflösung in Abrede gestellt[2]), doch konnte ich bei erneuerter Untersuchung diese nur wieder constatiren, und es ist dieselbe seitdem auch für Hydrodictyon utriculatum von Overton[3]), Artari[4]) und G. Klebs[5]) sichergestellt worden. Klebs hebt zugleich hervor, wie die Fortpflanzung die einzige bisher bekannte Gelegenheit bietet, bei welcher die Pyrenoïdensubstanz verbraucht wird, und wie dieselben somit eine besondere Form eiweissartiger Substanzen vorstellen, welche für die Processe der Vermehrung aufgespeichert, bei denselben Verwendung findet[6]). In den einzelnen Anlagen werden dann die Pyrenoïden wieder neu erzeugt[7]).

---

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 72.

2) Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. Naturh. Ver. d. pr. Rheinl. u. Westf., 1883, Sep.-Abdr. p. 119 Anm.

3) Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox. Bot. Centralbl., Bd. XXXIX, 1889, p. 147.

4) Zur Entwicklungsgeschichte des Wassernetzes. Bulletin de la soc. imp. des naturalistes de Moscou, T. IV, 1890, p. 280.

5) Ueber die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum. Bot. Ztg., 1891, Sp. 825.

6) l. c. Sp. 826.

7) Vergl. Overton, l. c. p. 148; Klebs, l. c. Sp. 842.

Um die einzelnen Zellkerne herum beginnen hierauf die etwas gestreckten Stärkekörner sich radial zu gruppiren, und das Bild gewinnt das Aussehen unserer Figur 18. Zugleich wird der Wandbeleg durch rinnenförmige, von innen nach aussen vordringende Vertiefungen in so viele Abschnitte zerlegt, als Zellkerne vorhanden sind. An entsprechend tingirten Objecten fällt es auf, dass die Zellkerne in den einzelnen Abschnitten in ganz peripherische Lage rücken [1]). Sie sind demgemäss jetzt auch leicht in der Oberflächenansicht zu sehen. Im optischen Durchschnitt springen die einzelnen Anlagen halbkugelig nach innen vor. Beachtet man diese Gestalt der Anlagen und berücksichtigt zugleich die peripherische Lage des Zellkerns in denselben, so kann man nicht umhin, jede einzelne von ihnen mit der Anlage einer Schwärmspore von Oedogonium, zur Zeit, da ihr Zellkern an die Zellwand gerückt ist, zu vergleichen. Thatsächlich wird auch hier der Querdurchmesser einer jeden Schwärmsporenanlage später zum Längsdurchmesser derselben, deren kleinste Axe schliesslich zur grössten. Auch hier liegt der Zellkern derjenigen Stelle zunächst an, welche die Cilien tragen soll. — Ein ununterbrochener Wandbeleg verbindet in diesem Entwicklungszustand noch die Schwärmsporenanlagen untereinander. Einzelne stärkere Cytoplasmabrücken sind an demselben ausgespannt. Alsbald wird aber das Körnerplasma in gleicher Entfernung von den einzelnen Anlagen ganz durchschnitten und in dieselben eingezogen. Die einzelnen Anlagen erhalten ihre eigenen abgeschlossenen Hautschichten, zugleich löst sich die gemeinsame äussere Hautschicht des Sporangiums auf, und dessen gesammter Inhalt tritt bis zur

1) Vergl. auch Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, 1886, p. 301.

seitlichen Berührung der einzelnen Anlagen von der Zellwand zurück. So sieht man denn auf diesem Zustande den Sporanguminhalt in der Mitte des Sporangiums suspendirt. Die innere Hautschicht, welche das Lumen des Sporangiums umgab, bleibt dabei erhalten, erfährt aber eine Contraction, ihr Inhalt eine entsprechende Verdichtung. Jedenfalls hat sie selbst auch eine Veränderung erfahren, und ist mit Auflösen der äusseren Hautschicht des Sporangiums der Turgor in demselben geschwunden. Dass die äussere Hautschicht bei Cladophora in eine homogene, quellbare Substanz verwandelt wird, habe ich schon früher zu zeigen gesucht [1]). — Um die mit schleimigem Inhalt erfüllte centrale Vacuole bleiben die Schwärmsporenanlagen in einfacher Schicht gelagert; sie behalten auch ihre ursprüngliche Orientirung und kehren ihre den Zellkern führende Seite nach aussen. An dieser Seite beginnt sich nun Kinoplasma anzusammeln, tritt als Mundstelle vor und bildet die Cilien. Diese wachsen als kleine Höcker, die sich zu feinen Fäden strecken, hervor. Diese Fäden bewegen sich während ihrer Streckung wie tastend hin und her und haben alsbald ihre definitive Länge erreicht. Ihre Insertionsstelle an der Schwärmspore ist durch ein kleines Knötchen bezeichnet. An den ungeschlechtlichen Schwärmsporen der marinen Cladophoren, die ich untersuchte, wurden auf solche Weise vier Cilien erzeugt, während die ungeschlechtlichen Schwärmsporen unserer im süssen Wasser lebenden Cladophora glomerata deren nur zwei aufweisen. Unter der Cilieninsertion wird an allen diesen Schwärmsporen alsbald die Anlage des rothen Pigmentflecks bemerkbar.

Dass bei der Entleerung der Sporangien von Cladophora eine quellende Substanz betheiligt ist, lehrt der Augenschein.

1) Botanisches Practicum, II. Aufl., 1887, p. 386.

Denn nicht nur die beweglichen Schwärmsporen selbst, sondern auch die Inhaltsmassen des ursprünglichen Sporangiumsaftraums werden nach aussen befördert. So hat auch Walz[1]) für Cladophora glomerata mit Hilfe wasserentziehender Mittel das Vorhandensein einer quellenden Substanz in den Sporangien sicher nachweisen können. Wenn Glycerin, Zuckerlösung oder eine andere wasserentziehende Flüssigkeit dem Wassertropfen zugesetzt wird, in welchen sich die Sporangien von Cladophora entleeren, so wird die Entleerung sofort unterbrochen; sie stellt sich aber von Neuem ein, sobald man die wasserentziehende Flüssigkeit wieder durch Wasser ersetzt. Der Versuch lässt sich mehrmals an demselben Sporangium wiederholen, und die Entleerung der Sporen erfolgt, ungeachtet sie durch die wasserentziehende Flüssigkeit zuvor getödtet wurden. Die Entleerung solcher unbeweglicher Schwärmsporen kann somit nur passiv innerhalb der aus dem Sporangium hervorquellenden Substanz erfolgen, womit aber noch nicht erwiesen ist, dass im normalen Zustande die Eigenbewegung der Schwärmsporen nicht auch in den Mechanismus der Entleerung eingreift. Sieht man zu, wie die letzten noch im Sporangium zurückgebliebenen Schwärmsporen nach längerem Hinundherschwärmen schliesslich doch noch durch den engen Ausgang in's Freie gelangen, so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, dass hier in der Nähe des Ausgangs sich bestimmt richtende Kräfte auf diese Schwärmsporen geltend machen. Es liegt nahe, an chemotactische Wirkungen zu denken, deren Einfluss auf die beweglichen Elemente niederer Organismen so allgemein nachgewiesen worden ist[2]).

---

1) Ueber die Entleerung der Zoosporangien. Bot. Ztg., 1870, Sp. 689.

2) Vergl. vor allem Pfeffer, Locomotorische Richtungs-

In diesem Frühjahr habe ich an den marinen Cladophoren, die ich untersuchte, nur Schwärmsporen mit vier Cilien gesehen; seinerzeit habe ich bei denselben Arten auch Gameten mit zwei Cilien, deren Entwicklung durchaus mit derjenigen der vier Cilien tragenden Schwärmsporen übereinstimmte, beobachten können [1]).

In der fertigen Schwärmspore von Cladophora bleibt der Zellkern relativ nahe der Mundstelle, wie ich das im Besonderen für Cladophora glomerata früher schon beschrieben und abgebildet habe [2]). Die Schwärmspore zieht, nachdem sie sich mit der Mundstelle festgesetzt hat, ihre Cilien ein. Dieselben werden dabei allmählich kürzer und dicker, zeigen somit die umgekehrten Erscheinungen, wie bei ihrer Entstehung. Um dies festzustellen, wurden die sich festsetzenden Schwärmsporen an der Lichtseite der Gefässe, auf dort passend angebrachten Objectträgern und Deckgläsern aufgefangen, die Beobachtungen ausserdem im hängenden Tropfen angestellt. Da die Cilien im frischen Zustande schwer zu sehen sind, so wurden auch diese Präparate, die, aneinander gereiht, alle Zustände von noch beweglichen bis zu bereits behäuteten Sporen aufwiesen, rasch mit Jodlösung fixirt. Die Verkürzung und schliessliche Einziehung der beiden Cilien war da durch Vergleich ebenfalls sicherzustellen. Solche Präparate zeigten zugleich in höchst belehrender Weise die Bildung der Zellhaut aus der Hautschicht der Schwärmspore durch alle Zwischenstufen an.

---

bewegungen durch chemische Reize, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884, p. 363, und Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocinen, ebendas., Bd. II, 1888, p. 582.

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 73.

2) Botanisches Practicum, II. Aufl., p. 387, Fig. 138.

Nicht celluläre, vielkernige Thallophyten verhalten sich im Allgemeinen so wie Cladophora, wenn sie in abgegrenzten Abschnitten ihres Körpers zahlreiche Schwärmsporen oder Gameten bilden. Das zeigt beispielsweise der Vergleich meiner eben gegebenen Schilderung mit derjenigen, welche Rothert[1]) von der Entwicklungsgeschichte der Schwärmsporen von Saprolegnia entwirft. In inhaltsarmen Sporangien von Saprolegnia, welche nur einen dünnen Wandbeleg aus Protoplasma besitzen, entstehen die Schwärmsporen im Wesentlichen ganz ebenso wie bei Cladophora. Das Protoplasma sammelt sich nämlich um bestimmte Centren an, während der Wandbeleg dazwischen dünner wird[2]). In Sporangien mit dickerem Wandbeleg werden hingegen die dicht neben einander entstehenden Anlagen der Schwärmsporen durch spaltenförmige Vertiefungen geschieden, die vom Zelllumen aus gegen die Oberfläche reichen. Dass in jeder Anlage ein Zellkern liegt, habe ich schon früher nachgewiesen[3]). Rothert hebt hervor[4]), dass die „Kernflecke“, in der Mitte der Anlagen nahe der Sporangienwandung, „nur durch eine dünne Körnerschicht von ihr getrennt“ liegen und dementsprechend in der Oberflächenansicht am besten zu sehen sind, ganz so wie bei Cladophora. Es folgt eine vollständige Abgrenzung der Sporen gegen einander,

---

1) Die Entwicklung der Sporangien bei den Saprolegnieen, in: Cohn's Beiträgen zur Biol. der Pflanzen, Bd. V, Heft 2, 1890, p. 302.

2) Die beiden Abbildungen von Rothert, l. c. Taf. X, Fig. 11 und 12, sind entsprechenden Zuständen von Cladophora auffallend ähnlich.

3) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 58 und Taf. XIII, Fig. 5.

4) l. c. p. 306.

worauf Vacuolen in ihrem Innern auftreten [1]), die gleichzeitig an Grösse zunehmen und durch gegenseitigen Druck polygonal werden. Diese „Quellung" der Sporen, wie der Vorgang von Rothert bezeichnet wird, konnte sich erst nach Ausbildung abgeschlossener Hautschichten um die Sporenanlagen einstellen. Abgeschlossene Hautschichten waren aber erst nach vollzogener Trennung der Sporenanlagen möglich. Während die einzelnen Sporen an Grösse zunehmen, verliert das Sporangium selbst an Volumen, etwa um ein Zwanzigstel und mehr [2]). Die Ursache liegt jedenfalls auch hier in der während der Theilung des Wandbelegs erfolgenden Auflösung der gemeinsamen Hautschicht, durch welche der Turgor im Sporangium aufgehoben wird. Bei Cladophora führte dieselbe Ursache dahin, dass der Inhalt weit von der Sporangienwandung zurücktrat. Auf die Quellung folgt wieder Contraction und Abrundung der Sporen, wobei dieselben von der Membran des Sporangiums etwas zurücktreten. Es wachsen nunmehr die Cilien, ganz meinen früheren Schilderungen entsprechend, als zunächst „ganz kurze, gerade, pendelartig hin und her schwingende" Fäden hervor. „In dem Maasse, als sie in die Länge wachsen, was ziemlich schnell geschicht, werden ihre Bewegungen lebhafter, und zuletzt sieht man sie als lange zarte Fäden, die schnelle, peitschenartige Schwingungen ausführen" [3]). Rothert giebt an, dass die Orientirung der Cilien hier nicht an allen Sporen die gleiche ist. Das cilientragende Ende der Spore weist bald nach der Spitze, bald nach der Basis, bald nach den Seiten des

1) Vergl. auch Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, p. 310.

2) l. c. p. 315.

3) l. c. p. 322.

Sporangiums hin. Nur die vorderste Spore ist stets mit ihrer Spitze nach dem Fortsatze des Sporangiums gerichtet, an dem der Austritt später erfolgen soll. Da die Zellkerne zuvor alle peripherische Lage, wie bei Cladophora, einnahmen, so folgt daraus für mich, dass nach der Trennung der Sporen, und zwar wohl während deren Contraction, Lagenänderungen eingetreten sind. Die vorderste Spore war an dieser Lagenänderung verhindert, da sie während dieser Vorgänge noch durch einen hyalinen Plasmastrang mit der Austrittsstelle des Sporangiums verbunden war. — Kaum möchte ich daran zweifeln, dass auch in den Sporangien der Saprolegnieen die ursprüngliche Hautschicht aufgelöst und nicht in die einzelnen Sporenanlagen eingezogen wird. Ob sie bei Saprolegnieen hingegen in eine Substanz verwandelt wird, die bei der Entleerung der Schwärmspore betheiligt ist, erscheint fraglich. Dass eine besondere „Zwischensubstanz" weder bei Cladophora, noch hier zwischen den Sporenanlagen gebildet wird, kann jetzt wohl als sicher gelten; anders liegt die Sache betreffs einer den gemeinsamen Sporangieninhalt umhüllenden Masse, die für analoge Fälle bei Algen nachgewiesen ist. Die Annahme derselben würde sich auch für die Sporangien der Saprolegnieen aus dem Vorgang der Entleerung ergeben, wenn es feststünde, dass die Sporen bestimmter Saprolegnieen (Achlya-Arten u. a. m.) cilienlos sind. Denn unbewegliche Sporen könnten kaum anders aus dem Sporangium als durch eine gleichzeitig austretende quellende Substanz befördert werden. Nun stellt aber Marcus M. Hartog[1]) das Fehlen der Cilien für alle Saprolegnieen-

---

1) Recent researches on the Saprolegnieae; a critical abstract of Rothert's results. Ann. of Botany, Vol. II, 1888—1889, p. 212.

Schwärmsporen in Abrede, und da könnte es wohl sein, dass chemotactische Wirkung allein die Entleerung derselben bewirke.

In solchen Sporangien von Saprolegnia, die mit Protoplasma völlig angefüllt, somit ohne Saftraum sind, geht die Differenzirung der Sporen nicht anders als in den mit Saftraum versehenen vor sich. Auch selbst in grossen, dicken, gefüllten Sporangien, welche ausser einer wandständigen noch eine oder mehrere Reihen centraler Sporenanlagen bilden, werden die wandständigen ebenso erzeugt, als wenn ein Saftraum vorhanden wäre. Es muss nach Rothert[1]) angenommen werden, dass ein System gleichartiger Spalten im ganzen Sporangium dann ausgebildet wird, dass die inneren Sporenanlagen allseitig von Spalten umgeben werden, dass sie zunächst aber, so wie die äusseren Sporenanlagen, durch Plasmabrücken zusammenhängen.

So verhält es sich auch bei Chaetomorpha aerea Kütz., welche ich in Antibes letztes Frühjahr untersuchen konnte. In den vielkernigen Abschnitten dieser dicken Fadenalge spielen sich alle zur Sporenbildung führenden Vorgänge ganz wie bei Cladophora ab; nur werden die Schwärmsporen nicht in einer einzigen peripherischen Schicht, sondern in zahlreichen Schichten erzeugt. Die Trennung der Anlagen muss sich somit, wie in gefüllten Sporangien von Saprolegnia, durch allseitige Spaltung des Cytoplasma vollziehen. Nach vollzogener Trennung und Abrundung der Anlagen zieht sich ihre gesammte Masse, so wie bei Cladophoren, von der Sporangienwandung zurück. Der ursprüngliche Saftraum des Sporangiums erscheint alsdann auf eine stark lichtbrechende Blase reducirt. Aus jeder Anlage wachsen, in nächster Nähe

1) l. c. p. 304.

des Zellkerns, vier Cilien hervor. Diese Cilien müssen sich, soweit sie den inneren Schwärmsporen angehören, zwischen anderen Schwärmsporen ihren Weg bahnen. Der bekannten Arbeit von Thuret über die Zoosporen der Algen [1]) ist ein Bild beigefügt, welches die Chaetomorpha aerea in Schwärmsporenbildung zeigt. Die von mir untersuchte Form von Chaetomorpha, die auch nur C. aerea sein konnte, war viel dicker, und die Masse der Sporenanlagen zog sich weit stärker von der Sporangienwand zurück, so dass sie unter Umständen nur noch die Hälfte des Sporangiumraumes füllte. Während der Befreiung der Schwärmsporen wurde die centrale Inhaltsmasse frei, um die sie sich gruppirt zeigten. Sie veränderte zunächst ihre Gestalt und fiel dann der Desorganisation anheim. Durch 1-proc. Chromsäure wird diese centrale Masse braun gefärbt; im frischen Zustande erscheint sie weiss, stark lichtbrechend, fast ölartig glänzend. Die schwärmenden Sporen versetzen sie in Drehung, bis sie schliesslich platzt und in kleine, stark lichtbrechende Tröpfchen zerfällt. Diese Tröpfchen verwandeln sich alsbald in eine körnige Masse, welche schliesslich schwindet. Die Schwärmer waren mit rothem Augenfleck versehen und führten, wie schon erwähnt, vier Cilien, während Thuret, aus einer mir unbekannten Ursache, nur zwei Cilien angiebt [2]). Da er die Schwärmer in Keimung darstellt [3]), so kann er kaum Gameten vor sich gehabt haben.

An Bryopsis hypnoides und B. plumosa, die ich zunächst lebend untersuchte, dann aber in allen mir erwünschten

1) Recherches sur les zoospores des Algues. Ann. d. sc. nat. Bot., 3. sér., T. XIII, 1849, p. 214.

2) l. c. Taf. XVII, Fig. 1.

3) l. c. Taf. XVII, Fig. 3.

Stadien mit 1-proc. Chromsäure härtete, konnten die Zellkerne sehr rasch mit Eosin-Hämatoxylin und auch mit Fuchsin-Methylenblau sichtbar gemacht werden. Es genügte zu diesem Zwecke, das fixirte Material, das ich in Seewasser mit Zusatz von etwas Campher aufbewahrt hatte, für wenige Minuten in das genannte Farbengemisch zu legen. Die Entwicklungsgeschichte der grossen und der kleinen Schwärmer von Bryopsis habe ich vor Zeiten, im Anschluss an Pringsheim[1]), eingehend studirt und kann auf die damalige Schilderung [2]) verweisen. Hier hat es nur Interesse, hervorzuheben, dass die Entwicklungsvorgänge bei Anlage der Schwärmer in allen das Wesen der Erscheinung treffenden Einzelheiten mit Cladophora übereinstimmen. Bei Bildung der kleinen Schwärmer ist eine grössere Zahl vorangegangener Kerntheilungen anzunehmen, sowie nachzuweisen, dass die Theilung der Chlorophyllkörper sich in diesem Falle länger fortsetzt. Die kleinen Schwärmer von Bryopsis werden stets in zahlreichen Schichten ausgebildet, so auch in inhaltsreicheren Abschnitten der Pflanze die grösseren. Die Anlagen der grösseren wie der kleineren Schwärmer sind zunächst in der Richtung der späteren Längsaxe abgeflacht und erfahren erst nachträglich die entsprechende Streckung. Für die grösseren Schwärmer konnte ich vor der Streckung auch hier die excentrische Lage des Zellkerns, an der späteren Insertionsstelle der Cilien, feststellen. Man nimmt allgemein an, dass die grossen und kleinen Schwärmer von Bryopsis Gameten sind: sie führen je zwei Cilien. Ausnahmsweise habe ich einzelne Schwärmsporen der grösseren und der

---

1) Ueber die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung Bryopsis. Monatsber. d. Berl. Akad., Mai, 1871.
2) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 65.

kleineren Art mit vier Cilien beobachtet: sie zeichneten sich alsdann durch bedeutendere Grösse aus. Es liess sich annehmen, dass ein Theilungsschritt bei ihrer Bildung unterblieben war.

Meine Beobachtungen zeigten mir auch diesmal simultane Bildung der Schwärmer bei Bryopsis, der grossen und der kleinen. Etwas abweichend hiervon verhält sich nach Klebs[1]) Hydrodictyon utriculatum, bei welchem die Spaltung des Wandbelegs zunächst kürzere oder längere, schmälere oder breitere Bandstücke, rundliche oder etwas eckige Formen, liefert. Solche Abschnitte führen eine Anzahl von Zellkernen und theilen sich demgemäss weiterhin in entsprechend viel Anlagen. Diese Anlagen quellen nun etwas und platten sich gegenseitig polygonal ab. Sie werden durch helle Linien getrennt, welche auf die Hautschichten der einzelnen Anlagen zurückgeführt werden müssen. An der einen Seite der Polygone, giebt nun Klebs weiter an[2]), entsteht eine farblose Stelle, in welche der bisher centrale Kern einrückt. An dieser Stelle bilden sich zwei abwechselnd pulsirende Vacuolen, und es differenziren sich die beiden Cilien. Die gemeinsame Hautschicht des Sporangiums soll auf diesem Entwicklungszustand schwinden. Ueber die Producte, welche sie bildet, giebt Klebs Bestimmtes nicht an; hingegen soll nach Artary[3]) und nach ihm[4]), die zarte Gallertblase, von welcher häufig umschlossen die Gameten von Hydrodictyon nach aussen treten, aus den innersten Schichten der Zellwand

1) Ueber die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum. Bot. Ztg., 1891, Sp. 829.

2) l. c. Sp. 833.

3) Zur Entwicklungsgeschichte des Wassernetzes. Bull. d. l. soc. d. nat. d. Moscou, T. IV, 1890, p. 285.

4) l. c. Sp. 844.

hervorgehen. Ferdinand Cohn [1]) hatte hingegen seinerzeit auch von dieser Blase erklärt, dass sie aus dem bei der Bildung der Gonidien nicht verbrauchten Wandbeleg hervorgehe. Dass dem nicht so sei, scheint mir auch für Hydrodictyon, wo die starke Verquellung des Sporangiums und des Gametangiums leicht zu der von Artary und Klebs vertretenen Ansicht verführt, noch nicht erwiesen zu sein.

Artary [2]) wie Klebs [3]) geben an, dass die Gameten von Hydrodictyon ganz ebenso wie die ungeschlechtlichen Schwärmer erzeugt werden, nur dass die Zerspaltung des Wandbelegs weitergeht, „so dass zahlreichere und kleinere Plasmapartieen schliesslich gebildet werden".

Anders als bei den nicht cellulären Algen und Pilzen, die in jedem Abschnitt ihres Körpers über zahlreiche Zellkerne für die Schwärmsporen- oder Gametenbildung verfügen, liegt die Sache bei den cellulären, die in jeder Zelle den Entwicklungsgang von einem Zellkern aus antreten müssen. Bilden sie nicht, wie Oedogonium, nur eine einzige Schwärmspore aus, so muss ihr einziger Zellkern zuvor entsprechend viel succedane Theilungen ausführen. Da ist denn zweierlei möglich: entweder der Zellkern theilt sich zunächst frei, und hierauf folgt simultan die Vieltheilung des Zellkörpers, oder der ganze Protoplast theilt sich succedan, bis dass die volle Zahl der Anlagen erzeugt ist. Ich neigte in meiner letzten Publication, welche diesen Gegenstand behandelte [4]), zu der

1) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nova Acta, Bd. XXIV, 1854, S. 224.

2) l. c. p. 284.

3) l. c. Sp. 844.

4) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 75.



Annahme, bei Ulothrix finde zunächst eine freie Theilung des Zellkerns und hierauf Vielzellbildung statt; diese Angabe muss ich jetzt richtigstellen. Es handelt sich bei der Schwärmsporenbildung von Ulothrix thatsächlich um succedane Theilungsvorgänge des Protoplasten, dessen Theilungen sich aber von Anfang an in bestimmter Weise von der vegetativen Zelltheilung unterscheiden. Augenscheinlich individualisirt sich nämlich der Inhalt des Sporangiums vor allem zu einem neuen, selbständigen Individuum, das bei seiner Theilung, sowie sonst bei Vollzellbildung und Vielzellbildung, von der äusseren und inneren Hautschicht des Sporangiums sich unabhängig macht. Es halbirt demgemäss der erste Theilungsschritt bei Ulothrix nur das Körnerplasma, er theilt nicht die äussere Hautschicht und lässt den von der inneren Hautschicht umschlossenen Saftraum unverändert. Die äussere Hautschicht wird, so viel ich sehe, schon vor diesem ersten Theilungsschritt in bestimmter Weise verändert und so in gewissem Sinne abgestossen. Da eine Inhaltszunahme im Sporangium allen anderen Veränderungen vorausgeht, so ist auch der von den Theilungen ausgeschlossene Saftraum bedeutend geringer als derjenige rein vegetativer Zellen. Meine Untersuchungen, bei denen ich jetzt zu den geschilderten Ergebnissen gelangte, wurden zum Theil an frischem Ulothrix-Material aus dem Rhein bei Cöln, zum Theil an fixirtem Material aus der Schwarza bei Jena ausgeführt. Letzteres Material, das in 1-proc. Chromsäure während der Schwärmsporenbildung eingelegt worden war, verdanke ich meinem Collegen Stahl. Er sandte mir dieses Material, gut ausgewaschen, auf meine Bitte, in Wasser, dem einige Campherstückchen zugesetzt waren. An diesem Material stellte ich zunächst fest, dass auch bei der Bildung von Gameten, also einer grösseren Zahl von Theilungsproducten, die

Theilungsschritte succedan auf einander folgen [1]). Auch fand ich hier wieder, dass der Zellkern sich an das vordere Ende der Schwärmer begiebt, um die Bildung der Mundstelle und der Cilien einzuleiten. — Dass auch in denjenigen relativ seltenen Fällen, wo bei Ulothrix zonata nur eine Schwärmspore im Sporangium erzeugt wird, wo somit Vollzellbildung vorliegt, die eine Schwärmspore, von einer hyalinen, sich bald lösenden Blase umhüllt, hervortritt, hat Dodel schon festgestellt [2]). Bei der Bildung von zwei Schwärmsporen ist, wie Dodel ebenfalls schon fand, auch eine innere [3]), wenn auch auffallend kleine Blase da. Die geringe Grösse dieser Blase erklärt sich aus der besonderen Inhaltsfülle solcher nur zwei Schwärmsporen bildenden Sporangien, einem Substanzreichthum, in welchem sie nur von den in Vollzellbildung eintretenden übertroffen werden. Bei einer grösseren Anzahl erzeugter Schwärmer wird die innere Blase ansehnlicher. Beide Blasen nehmen nach ihrem Austritt, wie Dodel richtig bemerkt [4]), „rasch an scharfer Zeichnung ab" und sind beide alsbald nicht mehr sichtbar. Dass die Umhüllung der centralen Blase aus der inneren Hautschicht des Sporangienkörpers, der Hautschicht des Saftraumes, d. h. aus der Vacuolenwandung hervorgeht, ist nicht zu bezweifeln; wie nahe legt dann aber das übereinstimmende Verhalten der

1) Vergl. auch Dodel, Ulothrix zonata, ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. X, 1876, p. 417, Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, p. 296, und Klebs, Ueber die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum, Bot. Ztg., 1891, Sp. 856, Anm. 4.

2) l. c., p. 450.

3) l. c. p. 460.

4) l. c. p. 460.

inneren und der äusseren Blase den Schluss, dass auch die äussere ein Product der Hautschicht, und zwar der äusseren Hautschicht des ursprünglichen Protoplasten sei. Hiergegen lässt auch Dodel[1]) die äussere Blase aus der quellenden mittleren Membranschicht des Sporangiums hervorgehen.

Dass die ungeschlechtlichen Schwärmsporen von Ulothrix vier Cilien, die geschlechtlich differenzirten Gameten nur zwei Cilien führen, ist hinlänglich bekannt. Auch folgt bereits aus den älteren Beobachtungen, die ich durch besondere Untersuchungen nur bestätigen konnte, dass die Entwicklungsgeschichte der Gameten mit derjenigen der Schwärmsporen durchaus übereinstimmt. Es fehlt jeder Anknüpfungspunkt für die Annahme, dass hier plötzlich ein anderer Theilungsmodus oder eine sonstige Aenderung der Entwicklungsart sich eingestellt hätte, um geschlechtliche Schwärmer an Stelle der ungeschlechtlichen zu erzeugen: es handelt sich vielmehr einzig und allein um einen Theilungsschritt mehr, der somit die erzeugten Schwärmer vollständig oder fast vollständig der Möglichkeit beraubt, sich selbständig weiter zu entwickeln. Sie müssen erst durch Copulation mit einem anderen Schwärmer wieder auf das Maass gebracht werden, welches der Anlage vor jenem letzten Theilungsschritt zukam. Die directe Beobachtung lehrt, dass es nicht immer derselbe Theilungsschritt in den Zellen von Ulothrix ist, der die Schwärmsporen zu Gameten umprägt. Es hängt das von dem Ernährungszustand des betheiligten Zellkörpers und von sonstigen Verhältnissen in demselben ab. So fand Dodel beispielsweise, dass Schwärmer, die zu 8 in einer

---

1) Ulothrix zonata, ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. X, 1876, p. 460.

Zelle erzeugt wurden, bereits Gameten sein können, und er bemerkt hierzu: „Auch habe ich beobachtet, dass solche zu 8 in einer Mutterzelle entstandenen Zoosporen, wenn die Mutterzelle klein war, eine Copulation eingehen können, während ich niemals gesehen habe, dass grosse, wirklich den Namen Makrozoosporen verdienende Schwärmzellen mit 4 Cilien eine Copulation eingingen“ [1]). Dodel hebt dann weiter auch hervor, dass bei Ulothrix die Gameten von den Schwärmsporen sich durch nichts anders als die Zahl der Cilien unterscheiden. Auf weitere Einzelheiten bei dem bekannten Gegenstande hier einzugehen, halte ich nicht für nöthig und verweise im Uebrigen auf meine älteren Publicationen [2]), auf Dodel [3]) und auf Berthold [4]). Doch möchte ich noch hervorheben, dass auch die Cilien von Ulothrix nicht, wie Dodel anzunehmen scheint [5]), aus der farblosen Hautschicht der Schwärmsporen differenzirt werden, sondern aus der Mundstelle, wie in anderen Fällen, hervorwachsen. Die Bildung der Cilien durch ein solches freies Hervorwachsen möchte ich überhaupt für den allgemein giltigen Vorgang halten, nachdem Kirchner denselben auch für Volvox [6]) feststellen konnte. Bemerkt sei endlich noch, dass der kleine Zellkern der Ulothrix-Schwärmer dicht an der farblosen Mundstelle, oberhalb der Chlorophyllplatte, somit in nur geringer Entfernung von der Cilieninsertion nachzuweisen ist [7]).

---

1) l. c. p. 442.

2) l. c. p. 75.

3) l. c. p. 433.

4) Protoplasmamechanik, p. 296.

5) l. c. p. 451.

6) Zur Entwicklungsgeschichte von Volvox minor (Stein). Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. III, p. 100.

7) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 78.

Ein Object, welches um so mehr hier Berücksichtigung finden muss, als sein Verhalten leicht Bedenken gegen die angenommenen Beziehungen zwischen den kinetischen Centren und der Substanz an der Mundstelle der Schwärmer erwecken kann, ist Haematococcus. Ich untersuchte die altbekannte Art Haematococcus pluvialis, deren Gattungsnahme in den natürlichen Pflanzenfamilien von Engler und Prantl [1]) jetzt als Sphaerella Sommerf. aufgezählt wird. Die Sphaerella pluvialis fand sich in einem Wasserbehälter des hiesigen botanischen Gartens ein. Die Mehrzahl der Schwärmsporen kam in der auffälligen typischen Form mit weit abgehobener Cellulosehaut zur Beobachtung (Fig. 20). Die farblose Mundstelle ist alsdann spitz vorgezogen, und von einem Knötchen an ihrer Spitze gehen die beiden Cilien aus, welche die Cellulosehaut erst in messbarer Entfernung durchsetzen. An der Basis der vorgezogenen Mundstelle liegt die contractile Vacuole und im Innern des Körpers, von grösseren, durch Hämatochrom gefärbten Fetttröpfchen umgeben, der Zellkern. Ein hohlkugliger Chlorophyllkörper [2]) lässt den übrigen Körper grün gefärbt erscheinen. Ein rothes Stigma ist bei dieser Art nicht vorhanden. Der Körper der Schwärmspore hängt durch zarte Plasmafäden mit der Cellulosehülle zusammen. — Die Entfernung zwischen Zellkern und Mundstelle ist in solchen Schwärmsporen zu bedeutend, um auf eine Beziehung derselben hinweisen zu können. Ich suchte, ob nicht andere Entwicklungszustände solche Anknüpfungspunkte gewähren. — Die Schwärmer gehen in den Ruhezustand über, indem sie ihre vorspringende Mundstelle einziehen, sich abrunden und mit einer anliegenden stärkeren

1) Lieferung 40, bearbeitet von Wille, p. 38.

2) Schmitz, Chromatophoren der Algen, Sep.-Abdr. p. 9.

Haut umgeben. Bei diesem Vorgang werden die Cilien, soweit sie sich ausserhalb der Cellulosehülle des Schwärmers befinden, desorganisirt, soweit sie innerhalb dieser Hülle liegen, in den Schwärmsporenkörper eingezogen. Aus solchen ruhenden Zellen gehen unter entsprechenden Bedingungen wieder Schwärmer hervor. Es trat mir besonders häufig Viertheilung, nicht selten aber auch Zweitheilung bei diesem Vorgang entgegen. Die Theilung erfolgte innerhalb der sich erweiternden Zellhülle und schritt am Zellkörper etwas einseitig vor. Es zeigte der von Hämatochromtropfen umhüllte Zellkern alsdann auch eine entsprechend excentrische Lage. Die Einschnürung der Zelle begann stets an der dem Zellkern nächstgelegenen Seite. Die ellipsoidischen Theilproducte bilden nach vollendeter Trennung alsbald ihre Cilien aus. Dieselben wachsen auch hier aus dem Zellkörper hervor. Bei ihrer Anlage ist ein vorspringender Mundfortsatz noch nicht ausgebildet. Sie entspringen demjenigen Ende der elliptischen Zelle, welchem der Zellkern näher liegt. Doch ist auch jetzt die Entfernung der Cilienanlage vom Zellkern eine merkliche. Man constatirt auch bei eingehender Untersuchung, dass der Zellkern nicht etwa schon in die Längsaxe der neu entstandenen Zelle gerückt sei, vielmehr sich noch an jener Seite hält, die durch den letzten Theilungsschritt gebildet wurde. Dieser Fall lässt sich somit für unsere Auffassung nicht verwerthen, da ihm aber die auffälligen Beispiele gegenüberstehen, in welchen der Zellkern nach den Orten wandert, an welchen die Mundstelle angelegt wird, so lässt sich wohl auch in diesem Falle eine Beeinflussung durch das kinetische Centrum, das seine Lage auch hier am Zellkern haben dürfte, annehmen. Diese Beeinflussung müsste auf messbare Entfernung erfolgen, wie ja in ähnlicher Weise eine Beeinflussung des kinetischen Plasma auf Entfernung sich bei Bildung der

Zellplatte in pflanzlichen Zellen geltend macht. Ueber das Verhältniss der Lage von Zellkern und Mundstelle während der Cilienanlage kann uns Fig. 21 aufklären, wenn dieselbe auch einem etwas späteren Zustande angehört. Die hellen Stellen an den Seiten der Schwärmsporen, von welchen die an der rechts gelegenen Schwärmspore befindliche am besten zu sehen ist, geben die Lage des Zellkerns an. — Bütschli hatte Recht, zu vermuthen[1]), dass die von einander abweichenden Angaben über den Zeitpunkt der Anlage einer Membran an den Schwärmsporen der Sphaerella auf wirklich vorhandenen Verschiedenheiten beruhen. Bei früherer Gelegenheit, als ich Sphaerella untersuchte, sah ich die Schwärmsporen nackt ihre Sporangien verlassen[2]); in meinem jetzigen Material umhüllten sie sich schon innerhalb des Sporangiums mit Membran. Diese begann sogar schon innerhalb des Sporangiums sich von ihrem Körper abzuheben, und zwar zunächst an dessen vorderem Ende. Sie bildete dort alsdann eine glockenförmige Erhöhung, unter welcher die Cilieninsertion zu sehen war. Die Cilien durchsetzten diese Glocke in der Nähe der Basis derselben, was den Schwärmsporen jetzt eine eigenthümliche Aehnlichkeit mit den Schwärmsporen von Oedogonium verlieh. In solchen Stadien befanden sich die Schwärmsporen, welche wir in Fig. 21 abgebildet haben. In diesem Zustande wurden sie häufig aus dem Sporangium entlassen, unter Umständen aber auch erst, nachdem ihre Cellulosehaut sich von dem ganzen Körper schon abgehoben hatte. Die glockenförmige Abhebung der

---

1) Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. I: Protozoa von Bütschli, 1880, p. 798.

2) Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Zeitschr., Bd. XII, p. 560.

Membran am Scheitel der Schwärmspore hat zur Folge, dass die beiden Cilien nicht gemeinsam zu einer Oeffnung der Hülle, sondern getrennt an zwei Stellen aus derselben hervortreten. Da die Cilien vor der Hülle angelegt werden, letztere auch an der Mundstelle, dem Körper der Schwärmspore zunächst anliegt, so kann es ursprünglich nur eine Austrittsstelle für diese beiden Cilien, entsprechend der gemeinsamen Insertion derselben geben. Es muss somit eine Verschiebung der Cilien innerhalb der sich abhebenden Hülle erfolgen. Diese Hülle ist zunächst jedenfalls so weich, dass sie dieser Verschiebung nur wenig Widerstand entgegensetzt. Während sie von dem Körper der Schwärmspore sich abhebt, wird sie von diesem aus noch weiter ernährt durch Plasmastränge, die deutlich innerhalb der Membrankuppe zu verfolgen sind. Bei ihrer Befreiung aus der Mutterzelle zeigen die Schwärmsporen noch ein stumpfes Vorderende, und erst nach längerem Schwärmen, und nachdem die Cellulosehaut sich von dem ganzen Körper abgehoben hat, tritt die Mundstelle mit der Cilieninsertion als spitzer Kegel vor.

In demselben Sinne belehrend, wie das Verhalten von Sphaerella pluvialis, ist auch dasjenige von Haematococcus Bütschlii, das Blochmann[1]) neuerdings entdeckt und eingehend untersucht hat. Diese Sphaerella-Art weist, wie Sphaerella pluvialis, Schwärmsporen auf, die von einer abstehenden Membran umgeben sind. Der Körper der Schwärmspore ist an der Mundstelle weit stärker, bis zur Membran hin vorgezogen, und dort treten erst die beiden Cilien hervor. Sie durchsetzen zwei kurze Röhrchen, welche der Membran

1) Ueber eine neue Haematococcus-Art. Heidelberger Habilitationsschrift, 1886, Sep.-Abdr. aus den Verh. d. Naturh.-med. Ver. zu Heidelberg, Bd. III.

angeschmiegt sind. Pseudopodienartige, verzweigte Fortsätze verbinden den Körper der Schwärmspore seitlich mit der Membran. An der Basis der vorgezogenen Mundstelle liegen zwei contractile Vacuolen, etwas tiefer ein Stigma. In der Mitte des Körpers ist der Zellkern zu sehen, hier nicht umhüllt von rothen Tropfen, wohl aber in einiger Entfernung vorn und hinten von je einem Pyrenoïd begleitet. — Die Schwärmsporen von Sphaerella Bütschlii geben im beweglichen Zustande neuen Schwärmsporen den Ursprung. Die erste Theilung erfolgt der Quere nach, ein wenig schief zur Längsaxe, worauf die beiden Theilungshälften der Länge nach zerfallen. Der einen von den beiden vorderen Anlagen fallen die Cilien, die gestreckte Mundstelle sammt Stigma und Vacuolen des Mutterschwärmers zu. Die Pseudopodien werden jetzt eingezogen, die Anlagen abgerundet und mit zarter Hülle umgeben. Zu gleicher Zeit entstehen die Cilien. Auch der vordere Sprössling bildet solche aus, und zwar an dem den Muttercilien entgegengesetzten Ende. So trägt dieser Sprössling jetzt ein Cilienpaar an seinen beiden Enden, und da die Muttercilien zu schwingen fortfahren, so wird die ganze Colonie noch in schwingender Bewegung erhalten. Die anderen freien Sprösslinge bewegen sich gleichzeitig schon mehr oder weniger lebhaft in der Mutterhülle. Bei der Entleerung der Schwärmer verbleiben die Muttercilien an der Hülle und gehen mit dieser zu Grunde. Merkwürdig ist, dass hier die Mundstelle der Mutterzelle vor Beginn der Theilung nicht eingezogen wird. Die Erhaltung der Bewegung während des Theilungsvorgangs muss irgend welche Vortheile gewähren, und daher auf eine Vertheilung der Substanz, die an der Mundstelle des Mutterschwärmers zur Erhaltung der Bewegung nothwendig ist, verzichtet werden. Die Zellkerne der jungen Anlagen liegen bei Sphaerella Bütschlii,

wie bei Sphaerella pluvialis der Theilungsebene an. Sie rücken nicht an die Stelle der Cilienanlage und zeigen somit auch nicht eine sichtbare Beziehung zu derselben an. Daher gelten dieselben Erwägungen für Sphaerella Bütschlii wie für Sphaerella pluvialis. Das Verhalten der Sphaerella Bütschlii, welches die Substanz der Mundstelle am Mutterschwärmer von dem Theilungsvorgang ausgeschlossen zeigt, ist aber noch in anderer Beziehung instructiv. Es schliesst die Annahme aus, als müsse etwa das kinetische Centrum an der Mundstelle der Schwärmspore vertreten sein, um dort die Bewegung der Cilien zu unterhalten. Die Cilien der Mutterschwärmspore von Sphaerella Bütschlii fahren zu schwingen fort, während die eingeleitete Theilung die Anwesenheit des kinetischen Centrums am Zellkern verlangt.

Aus den Erfahrungen, die wir an Schwärmsporen zu sammeln eben Gelegenheit hatten, aus der Unterscheidung verschiedener Zellsubstanzen, die wir in Anknüpfung an die Zelltheilungsvorgänge versuchen konnten, ergeben sich für uns auch neue Gesichtspunkte für die Beurtheilung der Befruchtung.

Die von mir vertretene Ansicht, dass die Vorbereitung zum Befruchtungsact auf einer Reduction der Kernsubstanz sehr wesentlich beruhe, erfährt durch meine neuen, an Algen angestellten Studien und durch die an diese Studien sich anknüpfenden Erwägungen eine weitere Stütze und Erweiterung. Es kommen vornehmlich jene Algen für mich in Betracht, deren Gameten sich von den ungeschlechtlichen Schwärmsporen nur durch ihre geringere Grösse und halbe Cilienzahl unterscheiden.

Dieser letzte Punkt ist es, den ich hier besonders in den Vordergrund stelle.

Solange die Centrosomen und Astrosphären unbekannt blieben und demgemäss auch ihre Betheiligung am Befruchtungsvorgang nicht geahnt werden konnte, liess sich der ganze Schwerpunkt dieses Vorgangs in die Copulation der Zellkerne verlegen. Jetzt hat sich die Lage entsprechend verändert. Die Unfähigkeit der Geschlechtsproducte, sich selbständig weiter zu entwickeln, könnte jetzt mit ebenso gutem Grunde in der Reduction der kinetischen Centren, wie zuvor in der Verringerung der Kernsubstanz gesucht werden. Ja, für die neue Auffassung würde sogar der gewichtige Umstand sprechen, dass sich die Centrosomen und Astrosphären früher als der Zellkern sich theilen und dessen Theilung erst anregen. Selbst bei hinreichender Menge von Kernsubstanz könnte die Theilung des generativen Zellkerns somit unterbleiben, wenn die kinetischen Centren, eine solche Theilung anzuregen, sich unfähig zeigen sollten.

Doch sehen wir weiter noch zu, was bei solchen Algen, deren Gameten den Schwärmsporen gleichen, maassgebend wird, um die letzteren in Geschlechtsproducte umzuprägen.

Wir haben zuvor schon betont, dass in den Zellen von Ulothrix die Theilungsvorgänge, welche ungeschlechtliche Schwärmsporen oder Gameten liefern, sich in nichts von einander unterscheiden, und dass jeder Theilungsschritt, der unter ein bestimmtes Maass die Theilungsproducte herabsetzt, sie damit auch zu Gameten stempelt. Das sichtbare Maass der Reduction tritt uns hier in der Verringerung der Cilienzahl entgegen, und aus dieser können wir vor allem auf eine Halbirung des Kinoplasma schliessen, dessen besondere Beziehung zu den Cilien wir nachzuweisen suchten. Ja, die Halbirung dieser Substanz dürfte es eben sein, welche die Entwicklung der halben Zahl der Cilien erst bewirkte. Und eine gleiche Reduction hat, wie schon die

directe Berücksichtigung der Grössenverhältnisse anzeigt, auch die Kernsubstanz und jedenfalls auch das kinetische Centrum erfahren. Durch die Copulation zweier Gameten wird die Summe der Cilien an der Zygote auf die Zahl der an einer ungeschlechtlichen Schwärmspore vorhandenen gebracht, wohl ein sichtbares Zeichen dafür, dass auch Zellkern, kinetisches Centrum und Kinoplasma in gleichem Verhältniss ergänzt werden. Ulothrix ist im Besonderen dadurch noch belehrend, als sie uns die Entstehung solcher Ergänzung durch Vereinigung gewissermaassen vorführt und damit den Ausgangspunkt aller sonstiger geschlechtlicher Gegensätze anzeigt. Denn bei Ulothrix sind auch die zweiciligen Schwärmer meist noch zur Keimung befähigt. Doch die Keimlinge bleiben, wie Dodel angiebt[1]), schwächer und stets in ihrer Entwicklung hinter denjenigen vierciliger Schwärmsporen zurück. Die Reduction des Zellleibes durch den Theilungsschritt, der zweicilige Schwärmsporen erzeugte, schloss somit deren Entwicklungsfähigkeit zunächst nicht ganz aus, brachte sie aber in Nachtheil gegen die vierciligen Schwärmsporen. Die Neigung zur Bildung zweiciliger Schwärmer wäre somit wohl bald durch natürliche Zuchtwahl beseitigt worden, wenn nicht solche Theilungsproducte zugleich die Fähigkeit erlangt hätten, sich durch Paarung zu ergänzen. Solche Paarungsproducte zeigten sich aber förderlich für die Erhaltung der Art. Ein solcher Vorgang, wie bei Ulothrix, mag, durch die Eigenschaften des Protoplasma bedingt, sich oft in der organischen Welt abgespielt und den Ausgangspunkt zu weiteren geschlechtlichen Gegensätzen abgegeben haben. Diese vergleichend-morphologischen Betrachtungen führen uns dahin, den geschlechtlichen Differenzirungen einen

1) l. c. p. 518.

polyphyletischen Ursprung zu geben. Die Uebereinstimmungen, welche die geschlechtlichen Vorgänge im ganzen organischen Reiche bieten, müssen durch die Eigenschaften der entwicklungsfähigen Substanz, an der sich die Lebensvorgänge abspielen, ebenso bedingt worden sein, wie die Uebereinstimmungen, die uns an den verschiedenartigsten Organismen in den Kerntheilungsprocessen entgegentreten.

Auch bei den marinen Cladophoren, die ich untersuchte, stimmte die Entwicklungsgeschichte der Gameten vollständig mit derjenigen der ungeschlechtlichen Schwärmsporen überein. Aus der geringeren Grösse der Gameten, der geringeren Grösse ihres Zellkerns, der auf die Hälfte reducirten Cilienzahl liess sich aber auch hier darauf schliessen, dass eine entsprechend grössere Zahl von Zellkern- und sonstigen Substanz-Theilungen ihrer Entstehung vorausging. Bei Cladophora sericea (Huds.) hatte J. E. Areschoug die vier- und zweiciligen Schwärmer zuerst beobachtet[1]) und die Copulation der letzteren verfolgt. Soweit ich feststellen konnte, und das stimmt mit den älteren Angaben überein, sind die Gameten der Cladophora ganz unfähig, zu keimen, und gehen bei unterbliebener Copulation zu Grunde.

In der gesammten Familie der Ulvaceen werden viercilige ungeschlechtliche und zweicilige geschlechtliche Schwärmer erzeugt. Ich selbst hatte Gelegenheit, die Gameten von Ulva enteromorpha β compressa (L.) Le Jol. in Copulation zu sehen und zu constatiren, dass die nicht copulirten Gameten sich desorganisiren. Die Schwärmsporen werden bei den Ulven aus allen Zellen des Thallus durch succedane

---

1) Observationes phycologicae. (Ex Actor. reg. soc. scient., Ser. III, Vol. IX.) Upsala 1874. Sep.-Abdr. p. 7.

Zweitheilung in Vier- bis Achtzahl angelegt, und ebensolche Zellen erzeugen bei weitergehender Theilung Gameten [1]).

Bei der neuerdings von Blochmann studirten Sphaerella Bütschlii werden, wie wir sahen, vier neue geschlechtlose Schwärmsporen aus einer älteren Schwärmspore erzeugt. Die Theilung kann sich aber fortsetzen, bis dass 32 oder auch wohl 64 Theilstücke entstehen [2]), und diese sind Gameten. Der geschilderte Entwicklungsgang stimmt mit dem zuvor erörterten überein, denn spätere Theilungsschritte liefern auch hier die geschlechtlich differenzirten Schwärmer. Im Gegensatz zu den Objecten, die wir zunächst in's Auge fassten, ist aber mit dieser Massenreduction nicht zugleich eine Cilienreduction verbunden, und die Gameten haben eben so gut zwei Cilien wie die ungeschlechtlichen Schwärmsporen aufzuweisen. Es scheint, dass sich wie Sphaerella alle mit Gametenpaarung ausgestatteten Volvocaceen verhalten, und auch Pandorina Morum, an welcher Pringsheim seine grundlegenden Untersuchungen anstellte, zeigt dieselbe Zahl von Cilien an den zu Colonien vereinigten Schwärmern, wie an den Gameten. Eine Reduction der Zellsubstanz unter das zur vollständigen Weiterentwicklung nothwendige Maass braucht also nicht eine Reduction der Cilienzahl zur Folge zu haben. Diejenigen Fälle, in welchen dies thatsächlich geschieht, werden dadurch nicht weniger belehrend. — Dass unter Umständen das Verhältniss sich sogar umkehren kann und die ungeschlechtlichen Schwärmsporen weniger Cilien als die Gameten aufweisen, zeigt das Beispiel von Botrydium

---

1) Vergl. Wille, in: Engler und Prantl, Die nat. Pflanzenfamilien, 41. Lief., 1890, p. 76.

2) l. c. p. 12 des Sep.-Abdr.

granulatum [1]). Die ungeschlechtlichen Schwärmsporen jener Siphonee führen nur eine Cilie, während die Gameten deren zwei besitzen. Ein unmittelbarer Vergleich beider Gebilde lässt sich freilich bei Botrydium nicht in demselben Sinne wie bei den zuvor gewählten Beispielen anstellen, denn es sind nicht dieselben Zellen, sondern verschiedene Abschnitte des Zellkörpers auf verschiedenen Entwicklungszuständen, welche bei Botrydium Schwärmsporen und Gameten erzeugen.

Die Copulation der Gameten erfolgt ganz allgemein in der Weise, dass dieselben mit dem vorderen cilientragenden Ende zunächst auf einander stossen, dort verschmelzen, sich dann seitlich gegen einander umlegen und der ganzen Länge nach copuliren. Durch die Vereinigung an der Spitze kommen sofort die dort angesammelten Kinoplasmamassen in Contact, durch die Verschmelzung der Seiten wird hierauf die Vereinigung der kinetischen Centren und Zellkerne erleichtert.

So stützt die Art und Weise, wie die Copulation der Gameten bei den grünen Algen erfolgt, die Auffassung, dass bei diesem Vorgang eine Verschmelzung von drei Bestandtheilen des Protoplasma, dem Kinoplasma, den kinetischen Centren und den Zellkernen, nothwendig sei. Ganz offen bleibt zunächst die Frage, ob nicht auch die Verschmelzung des übrigen körnigen Cytoplasma zu dem Wesen des Befruchtungsvorgangs gehöre. Denn es vereinigen sich ja auch diese Plasmamassen hier im Copulationsact. Dass die Chromatophoren der beiden Gameten in der Zygote nicht mit einander verschmelzen, steht fest [2]), sie können

---

1) Vergl. Rostafiński und Woronin, Ueber Botrydium granulatum, 1877.

2) So z. B. in den Zygoten von Ectocarpus siliculosus nach Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigent-

somit ausserhalb der Befruchtungsfragen gestellt werden. Thatsächlich fehlen sie in anderen Fällen vielfach dem männlichen Befruchtungselemente der Algen [1]); bei Spirogyra wird andererseits das bandförmige Chromatophor der männlichen Aplanogameten innerhalb der Zygospore desorganisirt [2]).

Die in so ursprünglicher Weise in der Copulation gleich gestalteter und gleich gebauter Gameten sich offenbarenden Befruchtungsvorgänge der Chlorophyceen treten uns in zahlreichen abgeleiteten Formen schon innerhalb dieser Abtheilung selbst, mehr noch innerhalb anderer Abtheilungen der Algen entgegen. Diese abgeleiteten Vorgänge sind vielfach nicht minder belehrend als die ursprünglichen, weil sie verrathen, was im Wechsel der Erscheinung das Bleibende ist, auf principielle Bedeutung somit Anspruch machen kann.

Vergleichende Untersuchungen führen zu der Annahme, dass die abgeleiteten Formen sich vielfach und in voller gegenseitiger Unabhängigkeit aus der ursprünglichen Gametencopulation ausgebildet haben: bei Phaeosporeen jedenfalls ohne alle Beziehung zu den Chlorophyceen. Im allgemeinen ging die weitere Differenzirung dahin, Grössenunterschiede zwischen den männlichen Gameten, den Spermatozoiden, und den weiblichen Gameten, den Eiern, zu schaffen. Der Körper der männlichen Elemente wurde auf die zur Befruchtung nothwendigen Bestandtheile eingeschränkt und demgemäss verkleinert; der Körper der weiblichen Elemente mit Nahrungs-

---

lichen Phaeosporeen. Mittheil d. Zool. Station zu Neapel, II. Bd. 3. Heft, p. 406.

1) Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Sep.-Abdr. p. 122.

2) Vergl. Chmielewski, Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyra-Arten. Bot. Ztg., 1890, Sp. 776.

stoffen versehen und demgemäss vergrössert. Die weiblichen Elemente blieben der Mehrzahl der Fälle nach an ihr Oogonium gebannt, um dort der Befruchtung zu harren, und büssten demgemäss auch ihre Bewegungsorgane ein; die männlichen Elemente hingegen mussten die Cilien behalten, durch das umgebende Medium sich zu den Eiern bewegen und blieben so unter dem Einfluss der Züchtung, welche die beste Form des Körpers für solche Aufgaben auswählte.

Im allgemeinen verblieben aber doch bei den Algen, von denen ich die Characeen trenne, die Spermatozoiden im Typus der Schwärmspore. Eigenartig ist die Veränderung, die sie bei den Rhodophyceen erfuhren, bei welchen sie ihre Bewegungsorgane eingebüsst haben, trotzdem sie durch das umgebende Wasser zu den weiblichen Organen gelangen müssen. Diese Spermatozoiden sind von einer Membran umgeben und führen, nach den neuesten Untersuchungen von Guignard[1]), einen chromatinreichen Zellkern, der etwas grösser als die Zellkerne im Thallus ist und eines Kernkörperchens entbehrt. Zwischen Zellkern und Membran liegt eine Schicht hyalinen Cytoplasmas von geringer Mächtigkeit. Chromatophoren und sonstige körnige Einschlüsse fehlen[2]). Dass die Membran bei dem Befruchtungsvorgang unbetheiligt ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden, lehrt auch der Augenschein, denn nach der Copulation mit der Trichogyne tritt der Inhalt des Spermatozoids in dieselbe ein und lässt die leere Hülle an der Copulationsstelle zurück. Das homogene Cytoplasma, welches den Zellkern in die Trichogyne

---

1) Développement et constitution des Anthérozoides. Revue générale de Botanique, T. I, 1889, p. 175.

2) Vergl. auch Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Sep.-Abdr. p. 122.

begleitet, müssen wir für Kinoplasma halten. Andere Bestandtheile als Zellkern und hyaline Cytoplasmaschicht gelang es bis jetzt nicht in diesen Spermatozoiden nachzuweisen, doch dürfen wir annehmen, dass auch eine Centrosphäre den Zellkern begleitet.

Am stärksten sind, auffälliger Weise, von der gewohnten Gestalt der Schwärmsporen bei den Algen die Spermatozoiden von Volvox Globator abgewichen. Sie zeigen eine langgestreckte Form. Was sie aber besonders interessant macht, ist ihr stäbchenförmiger, homogener Zellkern. Derselbe wurde neuerdings von E. Overton beschrieben und in Spermatozoiden, die er mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixirt, dann mit Boraxcarmin gefärbt hatte, zur Darstellung gebracht[1]). So bemerkt denn auch schon E. Overton, dass die Spermatozoiden von Volvox Globator sich mehr, „als dies die Spermatozoiden irgend einer anderen uns bekannten Alge, mit selbstverständlicher Ausnahme der Characeen, thun", den Spermatozoiden der Archegoniaten nähern. — Der Körper dieser Spermatozoiden nimmt von vorn nach hinten allmählich an Dicke zu. — Das vordere schmale Ende ist, wie dies Ferdinand Cohn schon angegeben und abgebildet hat[2]), farblos, das hintere, an Dicke zunehmende hellgelb. An der Grenze zwischen beiden ist ein rothes Stigma zu sehen, und in der Nähe entspringen auch die zwei langen, nach hinten gerichteten Cilien. Das vordere, farblose, sich verjüngende Ende des Spermatozoids ist nach Ferdinand Cohn sehr flexil, schwanenhalsähnlich und schlängelt sich wie ein

---

1) Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox. Bot. Centralblatt, Bd. XXXIX, Taf. IV, Fig. 34.

2) Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. Festschrift für Goeppert, 1875, Sep.-Abdr. p. 20.

Peitschenfaden. An jener Stelle, wo der Körper des Spermatozoids dicker zu werden beginnt, liegt, nach Overton, der stäbchenförmige Zellkern. Der Vergleich mit anderen Schwärmsporen, im Besonderen auch denjenigen der Volvocineen, führt dahin, den vorderen, farblosen Theil der Spermatozoiden von Volvox Globator für homolog einer Mundstelle zu halten. So hat denn die Insertion der Cilien an dieser Mundstelle eine Verschiebung erfahren, sie ist an die Basis derselben gerückt.

Die Spermatozoiden von Volvox Globator leiten uns zu der Deutung hinüber, welche die Spermatozoiden der Archegoniaten jetzt erfahren müssen. Solange die bekannt gewordenen Thatsachen dafür zu sprechen schienen, dass beim Befruchtungsvorgang der Zellkern allein in das Ei eingeführt werde, lag auch die Deutung, dass die Spermatozoiden in ihrer ganzen Ausdehnung als metamorphosirte Spermakerne aufzufassen seien, am nächsten. Inhaltssonderungen im Körper pflanzlicher Spermatozoiden waren so schwer nachzuweisen, dass man dazu neigte, wo sie überhaupt sich kenntlich machten, sie dem Einfluss der Reagentien zuzuschreiben. Jetzt hat sich die Sachlage verändert. Seitdem man weiss, dass ausser den Zellkernen auch die Centrosphären an dem Befruchtungsvorgang betheiligt sind, gilt es, dieselben in den Geschlechtsproducten nachzuweisen, und wirft man sich unwillkürlich die weitere Frage auf, ob mit diesen Bestandtheilen die wesentlichen Elemente der Geschlechtsproducte erschöpft sind. Wird der Ausgangspunkt, wie es in dieser Arbeit geschehen, von den Gameten genommen, so muss die Annahme, dass auch das Kinoplasma an dem Befruchtungsvorgang betheiligt sei, von vorn herein wahrscheinlich erscheinen, und es liegt nahe, die Spermatozoiden der Characeen zunächst,

weiter aber auch diejenigen der Archegoniaten, aus schwärmsporenähnlichen Anfängen abzuleiten.

Die ausführlichen Untersuchungen, welche vor zwei Jahren Guignard[1]) über die Entwicklungsgeschichte und den Bau der „Antherozoiden" veröffentlicht hat, gingen noch von der Kernnatur des ganzen Spermatozoidenkörpers aus. Nur die Cilien und das hintere Bläschen, wo vorhanden, sollte aus Cytoplasma bestehen[2]). Die Untersuchungen von Guignard sind so eingehend und so sorgfältig durchgeführt, dass sie auch bei verändertem Standpunkt ihren Werth behalten und auch eine Umdeutung in den Einzelheiten vertragen können. In demselben Jahre, in welchem Guignard's Abhandlung erschien, veröffentlichte auch Belajeff in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft eine „Mittheilung über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gefässkryptogamen" mit dem Ergebniss, dass das „achromatische Band" jener Spermatozoiden „aus dem Plasma", der „Chromatinkörper aus dem Kern der Mutterzelle" entstehe. In den zwei hinteren Windungen des Spermatozoidenkörpers der Farne sollte der gestreckte Zellkern liegen, die Blase aus dem centralen Plasma der Mutterzelle hervorgehen, von der Oberfläche des Spiralbandes sich die Cilien als dünne Fäden abheben. Aehnlich sollte es auch bei den Schachtelhalmen sein. Diese Angaben konnten für meinen Vergleich schon die gewünschten Anknüpfungspunkte geben, mehr noch die ausführliche Arbeit über die Entwicklungsgeschichte und den Bau der Spermatozoiden bei den Characeen, welche Belajeff vor kurzem in russischer Sprache veröffentlicht

1) Développement et constitution des Anthérozoides. Revue générale de Botanique, T. I, 1889, p. 11.

2) l. c. 1889, p. 122.



hat [1]). Eine Mittheilung über diese letzte Untersuchung hatte Belajeff bereits auf der VIII. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte gemacht, und ein Bericht über dieselbe findet sich aufgenommen in die „Uebersicht der Leistungen auf dem Gebiete der Botanik in Russland während des Jahres 1890", die Famintzin, in höchst dankenswerther Weise, auch in deutscher Uebersetzung hat erscheinen lassen [2]). Gegen diese ursprüngliche Mittheilung ist der Text der jetzt erschienenen ausführlichen Abhandlung Belajeff's übrigens sehr erweitert und in manchen Angaben verändert, so unter anderem in derjenigen über Cilienbildung, die in der früheren Mittheilung „im Plasma" entstehen sollten [3]), die Belajeff jetzt aber aus dem vorderen Ende des Spermatozoids hervorwachsen lässt.

Guignard hatte seine Objecte mit Osmiumsäure-Dämpfen fixirt, dann mit Alcohol nachbehandelt, hierauf mit wässriger Fuchsin-Methylgrün-Lösung gefärbt. Belajeff wandte neuerdings dasselbe Verfahren an, tingirte aber mit Fuchsin-Jodgrün-Lösung; zuvor hatte er als Härtungsmittel concentrirte Pikrinsäure und Chrom-Osmium-Essigsäure benutzt, als Färbungsmittel das schon erwähnte Farbengemisch und auch Boraxcarmin. Ich selbst, der ich im Anschluss an die beiden genannten Arbeiten zunächst Chara fragilis nachuntersucht habe, wandte dieselben Härtungs- und Färbungsmethoden an, studirte aber auch sehr eingehend das Verhalten der frischen Objecte im Wasser. Unter dem Einfluss desselben wird der freigelegte Inhalt des Antheridiums lang-

1) Ueber den Bau und die Entwicklung der Antherozoiden, Heft I: Characeen. 1892.

2) St. Petersburg, 1892, Akad. d. Wissenschaften.

3) l. c. p. 4.

sam verändert und bringt vorübergehend nach einander alle die in Betracht kommenden Structuren zur Anschauung. Ist man an den fixirten Objecten orientirt, so kann man die im Wasser sich abspielenden Veränderungen leicht beurtheilen und dann auch feststellen, welcher Antheil im Aussehen der fixirten Objecte der Einwirkung des Reagens zufällt. Dasselbe Verfahren wie bei Chara habe ich auch auf die Antheridien der Archegoniaten angewandt. Die schönsten Präparate von bereits befreiten Spermatozoiden erhielt ich dort, wie bei Chara, wenn ich solche Spermatozoiden in flachen, hängenden Wassertropfen mehrere Stunden lang über einem kleinen Porzellantiegel liess, der etwas 1-proc. Osmiumsäure enthielt. Der Objectträger lag den Rändern des Tiegels auf und verschloss so denselben.

Ist die volle Zahl der Zellen in einem Antheridialfaden von Chara fragilis durch fortgesetzte Zweitheilung erreicht, so sieht man die Zellkerne, wie Belajeff angiebt, schon im Knäuelstadium [1]), an eine Seitenwand rücken. Wie Guignard [2]) und Belajeff schon angeben, wandern die Zellkerne meist in einer ganzen Reihe von Zellen auf dieselbe Seite des Fadens. Ich finde an den frisch befreiten Objecten, dass diese Lage durch die Krümmungen der Fäden bedingt ist, und dass die Zellkerne nach den convexen Seiten der Windungen sich begeben. Erst in solcher excentrischen Lage bilden die Zellkerne Kernkörperchen von geringer Grösse in ihrem Innern aus. Dann sieht man den Inhalt der ganzen Zelle sich an den Ecken etwas abrunden. Mit diesem Vorgang ist der entscheidende Schritt zu einer neuen Individualisirung des Inhalts gethan, und ich möchte nach Ana-

---

1) l. c. p. 33.
2) l. c. p. 20.

logie mit der Vollzellbildung bei Schwärmsporen annehmen, dass hierbei die Hautschicht der Antheridialzelle aufgegeben wird. Sieht man sich auf diesem Entwicklungszustand den Inhalt der Antheridialzellen in aufwärts gekrümmten Abschnitten der Antheridialfäden an [1]), so fällt die grosse Aehnlichkeit mit einer Schwärmsporenanlage auf, in welcher der Zellkern in peripherische Lage, nach dem Orte, an welchem die Mundstelle entstehen soll, gewandert ist. Belajeff giebt an, dass der Rückzug des Inhalts von der Seitenwandung der Antheridialzelle sich in der Weise vollzieht, dass eine rinnenförmige Vertiefung entsteht [2]). Diese Rinne soll den Raum schaffen für die zu bildenden Cilien. Guignard hatte eine solche Rinne nicht abgebildet, und die frischen Präparate zeigten mir, dass sie in der That nicht besteht und ihre Entstehung erst dem Einfluss der Reagentien dankt. An der einen Seite des Zellkerns, wie das Belajeff, abweichend von Guignard, doch ganz richtig angiebt, tritt jetzt ein kleiner, stark lichtbrechender Plasmahöcker auf. Aus diesem wachsen alsbald die beiden Cilien als an Länge rasch zunehmende Plasmafäden hervor. Sie folgen der Seitenwandung, zwischen dieser und dem Zellinhalt sich haltend. Alsbald umkreisen sie doppelt die Anlage, im optischen Durchschnitt als Paare dunkler Punkte kenntlich. Belajeff giebt an, dass das Hervorwachsen der beiden Cilien aus der Anlage in entgegengesetzter Richtung erfolgt. Das ist bestimmt nicht der Fall und lässt sich auch nur mit einem Theile der Belajeff-schen Figuren in Einklang bringen. Ich konnte an künstlich befreiten Anlagen sicher feststellen, dass beide Cilien in

1) Vergl. Guignard, l. c. Taf. II, Fig. 3, 4; Belajeff, l. c. Fig. 13.

2) l. c. Fig. 11.

derselben Richtung, und zwar nach rückwärts, somit gegen die Basis des in der Anlage begriffenen Spermatozoids fortwachsen. Belajeff hat sich in seiner Schlussfolgerung durch die auch ihm schon vorschwebende Homologie mit den Schwärmsporen bestimmen lassen: „Dem vorderen zugespitzten Ende der Schwärmspore", schreibt er [1]), „aus dem meistens zwei Cilien in entgegengesetzter Richtung hervorwachsen, entspricht der Höcker der Characeen, von dem ebenfalls zwei Cilien in entgegengesetzter Richtung abgehen. In beiden Fällen ist der Zellkern der Befestigungsstelle der Cilien genähert." — Der Höcker wie die Cilienanlagen nehmen, Belajeff's Angaben gemäss, in dem Fuchsin-Jodgrün-Gemisch rothe Färbung an, während der Zellkern blau wird. Die Uebereinstimmung der Entwicklung, wie sie eben hier geschildert wurde, mit der Anlage der Mundstelle an einer Schwärmspore und mit dem Hervorwachsen der Cilien aus dieser Mundstelle, ist eine ganz auffallende, und es ist die Annahme gestattet, dass auch hier am Zellkern, in nächster Nähe des sich bildenden Höckers, die Astrosphäre liegt, wenn es mir auch nicht möglich war, dieselbe in differenter Färbung hervortreten zu lassen. Das die Cilien tragende Knötchen entfernt sich, den Belajeff'schen Angaben gemäss, vom Zellkern. Es folgt der Seitenwandung, erscheint aber mit seiner Ursprungsstelle durch ein Band von verdichtetem Cytoplasma verbunden. Das macht den Eindruck, als wachse das vordere Ende des Spermatozoids aus dem Zellkern heraus. Bald beginnt eine ähnliche Differenzirung sich an der entgegengesetzten Seite des Zellkerns einzustellen, und auch dort schreitet die Bildung eines Cytoplasmabandes längs der Seitenwandung fort. Währenddessen sind die Cilien schon zu

---

1) l. c. p. 35.

definitiver Länge ausgewachsen. Das hintere Ende der bandförmigen Anlage des Spermatozoids wird alsbald frei. An seiner Aussenseite erscheint es homogen, in der nach innen gekehrten Seite körnig. Am vorderen Theile der Anlage des Spermatozoids wird, wie Belajeff ebenfalls schon richtig schildert, die Ansatzstelle der Cilien verschoben. Es geschieht das, nachdem das Ende des Bandes die dem Zellkern gegenüberliegende Seite der Zelle überschritten hat. Man sieht die Cilien nunmehr aus der Rückenfläche des Bandes, in einiger Entfernung von dessen freiem Ende, entspringen. Dieses Ende hat sich zugleich verjüngt. Die beiden Enden der Anlage wachsen an einander vorbei, und nunmehr beginnt auch der Zellkern sich stärker zu verändern; er wird homogen und streckt sich in die Länge. Bald hat er ringförmig den centralen Theil des Cytoplasma umfasst; an seinen Enden setzen ihn die beiden Plasmabänder fort. Auch an dem vorderen Abschnitt des Bandes erscheint nur die äussere Seite homogen und geht nach innen in eine feinkörnige Schicht über. Letztere ist freilich nur äusserst dünn. An dem hinteren Abschnitte des Bandes ist der innere feinkörnige Theil wesentlich stärker entwickelt. Der centrale Theil des cytoplasmatischen Körpers der Anlage, der von dem Zellkern umfasst wird, bleibt hier nicht als Blase erhalten, er schwindet vielmehr während der weiteren Entwicklung. Augenscheinlich dient er als Nahrung dem mittleren Abschnitt des Spermatozoids. Letzterer ist es, wie Belajeff angiebt, der sich weiterhin allein verlängert, zugleich dünner wird und schliesslich zwei volle Windungen in der Zelle beschreibt. An diesem mittleren, sich in dem Fuchsin-Jodgrün-Gemisch blau färbenden Abschnitt des Spermatozoids lässt sich das Cytoplasma schliesslich nur noch als rother Saum an der Innenfläche verfolgen. Carmintinctionen, welche

Belajeff vornahm, zeigten nur den mittleren, vom Zellkern eingenommenen Abschnitt roth gefärbt. Meine in der geschilderten Weise langsam über 1-proc. Osmiumsäure fixirten Spermatozoiden gaben bei der Doppelfärbung mit Fuchsin-Jodgrün geradezu überraschend schöne Bilder. Der vordere Abschnitt und die Cilien färbten sich heller roth als der hintere Theil. Der dünne Plasmasaum, der ja den ganzen Zellkern umhüllen muss, ist auch bei den stärksten und besten Vergrösserungen schwer zu verfolgen. Mit Sicherheit unterscheidet man ihn nur an der Innenseite des Spermatozoids. Einige Bilder so fixirter Spermatozoiden von Chara fragilis habe ich in meinen Figuren 22, 23 und 24 zur Darstellung gebracht. Figur 24 zeigt das Spermatozoid genau so dargestellt, wie es im Leben ist. Den durch den Zellkern eingenommenen Abschnitt habe ich durch stärkere Schattirung kenntlich zu machen versucht.

Ich hebe nochmals hervor, dass meine Präparate die Spermatozoiden von Chara fragilis in so klarer und reiner Doppelfärbung zeigten, dass sie ohne weiteres zu Demonstrationszwecken verwendet werden konnten. Um so prägnante Bilder zu erlangen, muss das Verhältniss der beiden Farbstoffe in der Lösung ein richtiges sein. Auch haben meine in 10-proc. Chloralhydratlösung aufbewahrten Präparate sich in kurzer Zeit verändert und zeigen jetzt die Spermatozoiden nur noch in blauer Färbung. Dabei ist der vordere Abschnitt schwächer als die übrigen Theile, am schwächsten die Cilien tingirt. Belajeff giebt an, dass es ihm gelang, in seinen Präparaten die Doppelfärbungen schon seit zwei Jahren zu erhalten. Er streut, um dies zu ermöglichen, in den mit dem Farbstoffgemisch versetzten Wassertropfen, der das Präparat enthält, langsam arabisches Gummi als feines Pulver ein. Die so gebildete Gummilösung lässt Belajeff langsam

an der Luft eintrocknen, setzt ihr alsdann einen Tropfen Canadabalsam und ein Deckglas auf[1]).

Wie zuvor schon Zacharias[2]) hat Belajeff eine mikrochemische Prüfung des Objects seinen morphologischen Untersuchungen angeschlossen[3]). Er fand bei Anwendung von 10-proc. Kochsalzlösungen, von 0,5-proc. Salzsäure, von angesäuertem Pepsin-Glycerin und von Trypsin, dass sich der mittlere Theil des Spermatozoids wie die Kernsubstanz, der vordere, hintere Abschnitt wie das Cytoplasma der antheridialen Zelle verhält. Nach Auflösung des mittleren Theiles der Spermatozoids in 10-proc. Kochsalzlösung blieb der vordere Theil mit dem hinteren durch einen zarten Faden verbunden.

Die mikrochemischen Befunde bestärken somit das Resultat der morphologischen Untersuchung, welche zeigte, dass der mittlere Körperabschnitt in Spermatozoiden von Chara den Zellkern führt. Für die Unterscheidung der beiden Cytoplasmen des vorderen und des hinteren Abschnittes liefern diese mikrochemischen Untersuchungen keine Anknüpfungspunkte. Ich habe daher festzustellen gesucht, ob nicht vielleicht concentrirte rauchende Salzsäure sich in diesem Falle mit Erfolg verwenden liesse. Dieser widerstehen ja die Spindelfasern und Verbindungsfäden besonders gut, während die Chromosomen in den Kerntheilungsfiguren schwinden und das Körnerplasma andererseits sehr durchscheinend wird. Der Erfolg entsprach im Grossen und Ganzen meinen Erwartungen. Liess ich auf reife, noch in den Antheridialzellen eingeschlossene oder auch bereits entleerte, mit Osmiumsäure-Dämpfen oder

1) l. c. p. 26.
2) Ueber die Spermatozoiden. Bot. Ztg., 1881, Sp. 827.
3) l. c. p. 41.

mit absolutem Alcohol fixirte Spermatozoiden concentrirte, rauchende Salzsäure einwirken, so zeigte sich der vordere Abschnitt des Spermatozoids widerstandsfähiger als die anderen Theile. Er veränderte sich, auch nach längerer Einwirkung der Säure, meist gar nicht, während der hintere Abschnitt bald etwas quoll. Die Cilien pflegten sich wie der vordere Abschnitt zu verhalten, während zu gleicher Zeit der Zellkern aus dem Körper des Spermatozoids herausgelöst wurde.

Dieser Einwirkung der concentrirten Salzsäure auf die Spermatozoiden von Chara fragilis entsprach auch das Verhalten dieser Spermatozoiden in einem Präparate, welches ich vor zwei Jahren angefertigt hatte. Die Spermatozoiden waren da in Jodjodkalium eingeschlossen und zeigten, wie aus meiner Figur 25 zu ersehen ist, ihren vorderen Abschnitt sammt Cilien völlig unverändert: homogen, stark lichtbrechend, scharf gezeichnet, während ihr hinterer Abschnitt, sowie auch der den Zellkern führende mittlere Theil, verquollen und körnig erschienen.

Somit lässt sich auch auf mikrochemischem Wege die Behauptung stützen, dass der vordere Abschnitt der Spermatozoiden von Chara fragilis jenem Theile des Cytoplasma entspricht, aus welchem die Spindelfasern und Verbindungsfäden hervorgehen und den wir als Kinoplasma unterschieden haben. Zu jenem Kinoplasma gehören auch die Cilien, deren Masse, bei der bedeutenden Länge die sie hier erreichen, sehr wohl in Betracht kommt. Sie vermehren namhaft die Menge der Substanz, welche den vorderen Abschnitt der Spermatozoiden aufbaut, somit des Kinoplasma, das beim Befruchtungsvorgang in das Ei eingeführt wird.

Der Bau und die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden von Chara fragilis stützt in jeder Weise deren Ver-

gleich mit den Spermatozoiden von Volvox Globator und weiter mit den Gameten und den ungeschlechtlichen Schwärmsporen der Algen. Der vordere Abschnitt der Spermatozoiden von Chara entspricht der gestreckten Mundstelle einer Schwärmspore und besteht wie bei dieser aus Kinoplasma. Er trägt die Cilien, die von derselben Substanz gebildet werden und die bei Schwärmsporen und Spermatozoiden den gleichen Ursprung und die gleiche Entwicklung haben. Dann folgt der mittlere Körperabschnitt, der den Zellkern birgt, bei namhafter Streckung in den Spermatozoiden auf letzteren fast beschränkt sich zeigt. Eine bedeutende Condensirung der Kernsubstanz geht der Streckung voraus und scheint eine Vorbedingung derselben zu sein, da sie uns schon bei den Spermatozoiden von Volvox Globator, also in dem ersten Falle, der den Zellkern in Streckung zeigt, entgegentritt. Der in gleichem Maasse gestreckte hintere Abschnitt der Spermatozoiden von Chara fragilis entspricht endlich dem hinteren, mit körnigem Nahrungsplasma erfüllten Körpertheil einer Schwärmspore. Das Spermatozoid von Chara fragilis ist mit einem Worte eine fadenförmig in die Länge gezogene, zugleich schraubenförmig gewundene Schwärmspore.

Die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden der Farne habe ich an schmächtigen Prothallien von Osmunda regalis, die ich in Wasserculturen gewonnen und die ich vor längerer Zeit zum Theil mit 1-proc. Chromsäure, zum Theil mit absolutem Alcohol fixirt hatte, ausserdem an frischen Polypodiaceen-Prothallien verfolgt. Von Osmunda standen mir zur Zeit keine beweglichen Spermatozoiden zur Verfügung[1]),

---

1) Solche weichen aber von denjenigen anderer Farne nicht ab, wie die Abbildungen von Douglas H. Campbell zeigen: On the Prothallium and Embryo of Osmunda clay-

wohl aber von verschiedenen Polypodiaceen. Auch in den Mutterzellen der Spermatozoiden der Farnkräuter nimmt der Zellkern, soweit thunlich, eine seitliche Lage an, und an dem einen Rande desselben beginnt sich der vordere Abschnitt in Form eines stärker lichtbrechenden Vorsprungs auszugestalten. Gleich nach dessen Anlage fangen die Cilien an, aus denselben nach rückwärts und zwar seitlich auseinanderweichend, hervorzuwachsen. Sie verlängern sich sicher frei zwischen Zellwand und Zellinhalt und werden nicht aus der Hautschicht herausgesondert [1]. Die Ausbildung des hinteren Fortsatzes, der alsbald auch in die Erscheinung tritt, bleibt hinter derjenigen des vorderen wesentlich zurück, und während der vordere Abschnitt schon einen Halbkreis beschreibt, bildet der hintere erst einen kurzen, zugespitzten Vorsprung. Der vordere Abschnitt ist auch gleich durch seine geringere Dicke von dem hinteren ausgezeichnet. Die Fuchsin-Jodgrün-Färbungen lehren, dass der vordere Abschnitt sich roth färbt, aus dem Cytoplasma somit hervorgeht, der hintere Fortsatz hingegen die blaue Färbung des Zellkerns annimmt und letzterem somit angehört. Eine Streckung, Einbuchtung und Krümmung des Zellkerns beginnt hier überhaupt sehr zeitig, früher als bei Chara; sie folgt unmittelbar auf die erste Anlage des vorderen Fortsatzes. Der Zellkern wird zugleich homogen. Der vordere Abschnitt der Anlage hält sich in einseitiger, peripherischer Lage. Durch ihn und den sich streckenden Zellkern werden die inneren Theile des Cytoplasma der Mutterzelle alsbald umschlossen. Sie bilden eine Kugel, welche, zu einer Blase ausgebildet, später an

---

toniana and O. cinnamomea, Ann. of Botany, 1892, Vol. VI, Taf. III, Fig. 57 u. 58.

1) Wie es Guignard angiebt, l. c. p. 74.

der hinteren Windung der Spermatozoiden mehr oder weniger stark haftet. Die Blase, welche die Spermatozoiden der Farne mit auf den Weg nehmen, geht somit nicht aus dem Lumen der Spermatozoidmutterzelle, sondern aus den centralen Cytoplasmatheilen derselben hervor. — Diese Schilderung stimmt im Wesentlichen mit derjenigen von Guignard überein [1]), die ganz correct wird, sobald man von der Angabe über die Entstehung der Cilien und dem Umstand absieht, dass Guignard auch die vordersten Windungen des Spermatozoids der Farne aus dem Zellkern sich bilden lässt. Die Abbildungen Guignard's sind aber so richtig, dass ich auf dieselben glaube verweisen zu können und mich damit begnüge, einige fertige Farnspermatozoiden, die ich in geschilderter Weise mit Osmiumsäure-Dämpfen fixirt und mit Fuchsin-Jodgrün gefärbt hatte, unter meine Figuren aufzunehmen. Auch an solchen fertigen Spermatozoiden wurden bei Phegopteris Giesbrechtii (Fig. 26 bis 28), richtige Fixirung und richtige Anwendung der Doppelfärbung vorausgesetzt, die beiden vorderen Windungen roth gefärbt, während die hintere relativ weite Windung blaue Farbe annahm. Diese letzte Windung ist somit allein von dem Zellkern eingenommen, während die beiden vorderen engen Windungen cytoplasmatische Natur besitzen. In der Art ihrer Reaction und Färbung stimmen sie mit dem vorderen Abschnitt der Spermatozoiden von Chara überein und sind somit für Kinoplasma zu halten. Bei Anwendung starker Apochromate und günstiger Lage der Spermatozoiden konnte ich feststellen, dass auch hier, wie das schon Buchtien [2]) angegeben hat,

---

1) l. c. p. 72.

2) Entwicklungsgeschichte des Prothallium von Equisetum. Bibliotheca botanica, No. 8, Cassel 1887, p. 38.

die Einfügung der Cilien nicht an dem äussersten Ende der vorderen Windung, sondern in einer geringen Entfernung von diesem Ende beginnt. Die Cilien entspringen aber nur der ersten Windung des Spermatozoids, und zwar dessen Rückenfläche. Der cilienlose Abschnitt, der die cilientragende Windung von dem Zellkern trennt, könnte die Astrosphäre bergen.

In den Antheridien von Gymnogramme chrysophylla giebt Paul Schottländer[1]) an, je zwei scharf hervortretende Astrosphären mit Centrosomen an den Polfeldern der Zellkerne gesehen zu haben. An den Zellkernen der Spermatozoidmutterzellen beschreibt er eine mit Säurefuchsin-Methylenblau sich roth färbende Membran und ebenso reagirende Nucleolen. Membran wie Nucleolen schwinden in den nächsten Entwicklungsstadien. An dem sich streckenden Zellkern soll das Cytoplasma ein spiralig umlaufendes Segel bilden. Schottländer neigt zu der Annahme, dass die Cilien frühzeitig aus dem Cytoplasma differenzirt werden. Das ganze Spiralband soll sich blau färben, so dass von einer Zusammensetzung desselben aus „Zellplasma und Chromatin“ nicht die Rede sein könne[2]). An eingetrockneten, deformirten und sichtlich desorganisirten Spermatozoiden erkannte Schottländer dann aber noch eine weitere Structur, die sich durch eine blaue Querstreifung des Randes auf rothem Grunde documentirte. Er meint, es handle sich hierbei um eine spiralige Hülle aus blau sich färbender Substanz, welche die, aus roth sich färbender Substanz bestehende

---

1) Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. Beiträge zur Biol. d. Pflanzen von Ferd. Cohn, Bd. VI, 1892, p. 274.

2) l. c. p. 278.

Grundmasse des Bandes umwindet. Er denkt sich die rothe Substanz als contractil, die blaue spiralige Hülle als nicht contractil, sondern nur bis zu einem gewissen Grade dehnbar elastisch und sucht aus dem Zusammenwirken beider sich die spiralige Form der Spermatozoiden zu erklären.

Ich kann zu alledem nur bemerken, dass es mir trotz Doppelfärbungen, Reagentien und stärkster Vergrösserungen nicht gelang, mich von den durch Schottländer beschriebenen Structuren zu überzeugen.

Von principieller Bedeutung ist, dass der Zellkern in den Spermatozoiden der Farnkräuter, wie aus meinen Beobachtungen folgt, die hintere Windung bis an ihr äusserstes Ende füllt. Es fällt an diesen Spermatozoiden somit der Abschnitt hinweg, den wir noch an den Spermatozoiden der Characeen nachweisen konnten, der dort auf den Zellkern folgte und durch rothe Färbung in Fuchsin-Jodgrün seine cytoplasmatische Natur anzeigte. Die Rolle jenes Abschnitts übernimmt hier die Blase, welche von der letzten Windung des Spermatozoids umfasst wird und von der ich schon vor 24 Jahren[1]) nachweisen konnte, dass sie vor dem Archegonium liegen bleibt, an der Befruchtung somit nicht betheiligt ist. Sie enthält bei den Spermatozoiden der Farne Stärke, deutlich somit Nährstoffe, und führt dahin eine richtige Deutung auch dem letzten cytoplasmatischen Abschnitt der Spermatozoiden der Characeen zu geben. Es leuchtet ein, dass die fortschreitende Zuchtwahl die Spermatozoiden auf die für die Befruchtung nothwendigen Bestandtheile immer mehr einschränken musste, und so bleibt uns bei den Farnkräutern für dieselben nur noch Kino-

1) Die Befruchtung bei den Farnkräutern. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersb., 7. série, T. XII, No. 3, 1868, Sep.-Abdr. p. 10.

plasma, Zellkern und das mit Nothwendigkeit anzunehmende kinetische Centrum übrig. Wird aber der hintere cytoplasmatische Abschnitt der Spermatozoiden von Chara als Nahrungsplasma, das an der Befruchtung keinen Antheil nimmt, in's rechte Licht gestellt, so verbreitet sich dasselbe Licht zugleich auch über die Gameten der Algen, an denen wir dem Körnerplasma ebenfalls nur noch ernährungs-physiologische Bedeutung zuerkennen können.

Zacharias, der die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden von Pteris serrulata verfolgt hat [1]), glaubte gefunden zu haben, dass sich der Zellkern der Mutterzelle in das schraubenlinig aufgerollte Band verwandle, liess aber um dieses Band einen geringfügigen, mit 10-proc. Kochsalzlösung nachweisbaren Plasmarest fortbestehen. Ich habe auf das mit absolutem Alcohol fixirte Material meiner Osmunda-Prothallien concentrirte rauchende Salzsäure einwirken lassen und wieder die besondere Widerstandsfähigkeit des vorderen Körperabschnitts der Spermatozoiden constatirt. Derselbe bleibt unverändert, während der den Zellkern führende Theil deutlich aufquillt. Die Blase mit dem körnigen Inhalt wird gleichzeitig heller. An dem den Zellkern führenden Abschnitt tritt die Oberfläche durch stärkere Lichtbrechung hervor. Diese in solcher Weise sich zeichnende peripherische Schicht dürfte demjenigen Plasmarest entsprechen, dessen Vorhandensein auch Zacharias an Spermatozoiden angiebt. Es lässt sich annehmen, dass die Kernsubstanz aus diesem Abschnitt durch die concentrirte Salzsäure herausgelöst wird. Dass eine zarte Plasmahülle auch an Farnspermatozoiden vorhanden sei, erscheint von vorn herein sehr wahrscheinlich.

---

1) Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. Bot. Ztg., 1887, Sp. 354.

Diese Hülle würde den letzten Rest derjenigen Plasmahaut vorstellen, welche den Körper einer Schwärmspore nach aussen abschliesst.

Die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden bei den Equiseten stimmt, trotz der etwas abweichenden Gestalt, welche diese Samenfäden im fertigen Zustande zeigen, durchaus mit derjenigen der Farnkräuter überein [1]), und auch die Aufeinanderfolge der Bestandtheile im Schraubenbande ist dieselbe. Nachdem der Zellkern innerhalb der Spermatozoid-Mutterzelle eine excentrische Lage eingenommen und ellipsoidisch geworden, bildet sich an einem seiner Enden die Spitze aus, aus welcher der vordere Körpertheil entstehen soll. Der fertige Körper des Spermatozoids beschreibt im Ganzen nur zwei Windungen, und zwar von sehr verschiedenem Aussehen. Die erste Windung ist sehr dünn und eng, die zweite sehr breit, dick und gestreckt. Der ersten Windung entspringen in sehr geringer Entfernung von der Spitze die zahlreichen Cilien. Der Innenseite der Windungen haftet eine gestreckte Blase an, welche den unverbrauchten Theil des Cytoplasma der Mutterzelle in sich schliesst. Die vordere Windung des Spermatozoids bleibt auch an dieser Innenblase haften, weshalb letztere sich hier nicht wie bei den Farnen abrunden kann, sondern in die Länge gezogen wird. Dass der vordere Abschnitt an den Spermatozoiden von Equisetum aus Kinoplasma besteht, das anzunehmen legt der Vergleich mit den Farnkräutern nahe,

---

1) Vergl. Buchtien, l. c. p. 34; Belajeff, Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gafässkryptogamen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1889, p. 125, und Guignard, Sur les Anthérozoides des Marsiliacées et des Equisetacées, Bull. de la Soc. bot. de France, T. XXXVI, 1889, p. 382.

auch giebt Belajeff thatsächlich schon an, dass es nur die hintere dicke Windung des Spermatozoids hier sei, welche den Zellkern enthalte [1]).

Doch ich wende mich jetzt zu den Spermatozoiden von Marsilia, welche auf den ersten Blick in den Typus der anderen Filicoiden nicht zu passen scheinen.

Von den Sporocarpien verschiedener Marsilia-Species, die mir zur Verfügung standen, bewährten sich am besten diejenigen von Marsilia vestita, einer californischen Art, die ich der Güte von Douglas H. Campbell verdanke. Von diesen Sporocarpien war ich sicher, Spermatozoiden am nächsten Morgen zu erhalten, wenn ich die angeschnittenen Sporocarpien Abends zuvor in Wasser legte. Die Entwicklungsgeschichte dieser Spermatozoiden zu verfolgen, bereitet, wie auch Campbell neuerdings fand [2]), bedeutende Schwierigkeiten. Ich beschränkte mich demgemäss auch auf das Studium des fertigen Zustandes. Die Spermatozoiden von Marsilia vestita bestehen, wie diejenigen anderer Marsilia-Arten, aus einem dünnen Schraubenbande, das zehn bis zwölf Windungen beschreibt (Fig. 29—31). Die Windungen sind am vorderen Körperende sehr eng, erweitern sich zunächst nur unmerklich und pflegen erst im hinteren Abschnitt des Körpers, meist ziemlich plötzlich, an Umfang zu gewinnen. Diese letzten erweiterten Windungen umfassen die Blase, die jedes Spermatozoid zunächst mit auf den Weg nimmt. Die Blase schwillt allmählich im umgebenden Wasser; sie vergrössert sich unmittelbar unter dem Einfluss fixirender Mittel. Sie führt körnige Stoffe, Eiweiss und etwas

1) l. c. p. 125.

2) On the Prothallium and Embryo of Marsilia vestita. Proceedings Cal. Acad. Sc., 2. ser., Vol. III, 1892, p. 191.

Stärke [1]). Die vorderen Windungen des Körpers, etwa acht an der Zahl, sind ohne Cilien, erst die nächstfolgende Windung trägt solche in grösserer Zahl auf einer, wie auch B u c h t i e n schon angiebt [2]), nur kurzen Strecke der Aussenseite. Der letzte cilienlose Abschnitt des Körpers beschreibt etwa anderthalb Windungen. Die Spermatozoiden von Marsilia werden mit Osmiumsäure-Dämpfen, nach der angeführten Methode, sehr schön fixirt; die Fuchsin-Jodgrün-Lösung, sowie andere ähnliche Farbengemische differenziren aber nicht die einzelnen Abschnitte des Körpers gegen einander. Das ganze Spermatozoid sammt Blase tingirt sich in dem Tone des Farbengemisches, also bei Anwendung von Fuchsin-Jodgrün violett. Erst in so tingirten Präparaten, die, einige Tage lang unter Goldsize-Verschluss in Wasser aufbewahrt, sich zu entfärben begannen, fingen die letzten Windungen des Körpers öfters an, sich gegen die übrigen durch bläulicheren Ton auszuzeichnen. Auch stellte sich dann oft deutlich an diesen Windungen stärkere Quellung ein. Aus alledem möchte ich den Schluss ziehen, dass die letzten Windungen des Körpers an den Spermatozoiden von Marsilia, bis an die cilientragende Windung heran, den Zellkern, beziehungsweise am vorderen Ende auch das kinetische Centrum, enthalten, und dass der ganze übrige, eine relativ so grosse Zahl von Windungen aufweisende Körpertheil aus Kinoplasma bestehe. Das Auffallende an diesen Spermatozoiden wäre somit die bedeutende Entwicklung, welche dieser vordere Theil des Körpers, der freilich nur äusserst dünn ist, erfährt. Die Verlängerung hätte den

---

1) Vergl. auch D o u g l a s H. C a m p b e l l, l. c. p. 193.

2) B u c h t i e n, l. c. p. 39 und Fig. 105—108, Taf. IV, lässt die Cilien an einer einzigen Stelle in einiger Entfernung vom Hinterende entspringen.

cilienlosen Abschnitt dieses vorderen Körpertheils betroffen, einen Abschnitt, den wir bisher die relativ stärkste Ausbildung an den Spermatozoiden von Chara hatten erreichen sehen. — Unsere Deutung der Spermatozoiden von Marsilia wird bestärkt durch den Bau, welchen die Spermatozoiden der nahe verwandten Pilularia zeigen. Letztere stimmen nämlich mit den Spermatozoiden von Marsilia überein, sobald wir uns an diesen den langen, vorderen, cilienlosen Abschnitt hinwegdenken. Daraus folgt, dass die Spermatozoiden von Pilularia im Ganzen nur noch etwa zwei Windungen beschreiben können. Ihre Cilien entspringen in grösserer Zahl am vorderen Ende, aus einer, wie Guignard angiebt [1]), stark lichtbrechenden Anschwellung. Auf die erste Windung folgt sofort eine weitere, welche die hintere Blase umfasst und jedenfalls den Zellkern in sich birgt [2]). Die Blase geht nach Guignard während der Bewegung alsbald verloren. — Die Spermatozoiden von Marsilia bewegen sich normaler Weise mit dem enger gewundenen Ende voran; dabei schlagen die Cilien wirbelnd über diesem Ende zusammen, den vorschreitenden Körper der Spermatozoiden wie in eine Glocke hüllend. Rückschreitende Bewegung ist nur eine Ausnahme, die sich nach Verlust der hinteren Blase einstellen kann [3]). Im Schleime vor dem Archegonium lassen auch die

---

1) Vergl. hierzu auch die Beschreibung der betreffenden Spermatozoiden bei Buchtien, l. c. p. 39, und die Beschreibung und Abbildung bei Douglas H. Campbell, The Development of Pilularia globulifera, Ann. of Botany, Vol. II, 1888—1889, p. 241 und Taf. XIII, Fig. 21.

2) Sur les Anthérozoides des Marsiliacées et Equisetacées. Bull. de la Soc. bot. de France, T. XXXVI, 1889, p. 380.

3) Vergl. auch Buchtien, l. c. p. 39.

Spermatozoiden von Marsilia, wie Campbell wieder constatirte[1]), unter allen Umständen ihre Blase zurück.

Von jeher ist den Forschern die Aehnlichkeit zwischen den Spermatozoiden der Muscineen und denjenigen der Characeen aufgefallen, und wenn ich die Spermatozoiden der Muscineen erst am Ende und nicht in unmittelbarem Anschluss an die Characeen behandle, so hat das einen ganz bestimmten Grund. In der That können nämlich die an den Spermatozoiden der Muscineen mit Farbstoffgemischen vorgenommenen Tinctionen den Beobachter leicht zu falschen Schlussfolgerungen verleiten, und er muss ein grösseres Gebiet überschauen, um sich von solchen Schlussfolgerungen frei zu halten.

Am ähnlichsten den Spermatozoiden der Characeen sind diejenigen der Pellien. Ich habe die zweihäusige Pellia calycina N. v. E. untersucht. Sie gleicht in der Entwicklung und dem Bau ihrer Spermatozoiden so vollständig der Pellia epiphylla, dass ich ohne weiteres auf die Abbildungen Guignard's[2]) für letztere verweisen kann. Das dünne, über drei Windungen beschreibende Schraubenband, welches den Körper des Spermatozoids bildet, ist sehr dünn und verjüngt sich noch etwas an seinen beiden Enden. Der Rückenfläche des vorderen Abschnittes entspringen, in einiger Entfernung von der Spitze, ganz wie bei den Characeen, zwei lange Cilien, die auch hier der Länge des ganzen, gestreckt gedachten Spermatozoids, gleichkommen. Der Innenseite des hinteren Abschnittes haften körnige Plasmamassen an, welche unter Umständen auch frei eine Strecke weit den Körper des Spermatozoids fortsetzen können. Bei An-

1) l. c. p. 193.
2) l. c. Taf. III, Fig. 1—21.

wendung des Fuchsin-Jodgrüngemisches färbt sich der Körper des Spermatozoids blau mit Ausnahme des vorderen Endes und der körnigen Plasmamassen am hinteren Abschnitt. Der sich roth färbende Theil am vorderen Abschnitt hat hier eine wesentlich geringere Länge als bei Chara und hört meist gleich unter der Stelle auf, der die beiden Cilien entspringen. Dieser Abschnitt erscheint, seiner geringen Dicke wegen, nicht intensiver als die relativ starken Cilien tingirt, weit weniger intensiv als die körnigen Cytoplasmareste am hinteren Körperabschnitt. Bei alledem giebt sich auch hier die Kinoplasma-Natur des vorderen Körperendes des Spermatozoids und seiner Cilien deutlich zu erkennen. Die Menge des Kinoplasma, welche an dem Aufbau des Körpers selbst Theil nimmt, ist eine sehr geringe, denkt man sich aber die in den Cilien vertretene Substanzmenge hinzu, so dürfte das Verhältniss des gesammten Kinoplasma zu dem Nucleoplasma sich kaum ungünstiger als etwa bei den Filicoiden gestalten.

Ausser den Spermatozoiden von Pellia calycina habe ich auch diejenigen von Marchantia polymorpha und von Polytrichum commune untersucht und überall ähnliche Färbungsverhältnisse erhalten. Die Spermatozoiden von Polytrichum und vornehmlich diejenigen von Marchantia stehen den Spermatozoiden von Pellia an Länge bedeutend nach, sind im Uebrigen nicht anders gebaut. Auffallend erscheint nur die verhältnissmässig bedeutendere Länge der Cilien. Dieselben wurden schon von Thuret[1]) hervorgehoben. Auch Guignard[2]) giebt an, dass die Cilien an

1) Recherches sur les Zoospores des Algues et les Anthéridies des Cryptogames. Ann. d. sc. nat. Bot., 3. sér. T. XVI, 1851, p. 25.

2) l. c. p. 68.

den Spermatozoiden von Anthoceros laevis länger als ihr Körper seien, bei Marchantia und Fegatella sogar mehr als die doppelte Länge des sehr kurzen Körpers erreichen. Ein ähnliches Verhältniss geht für die Spermatozoiden der Laubmoose, Funaria hygrometrica und Polytrichum commune aus den schönen Abbildungen von Thuret[1]), auch für die Spermatozoiden von Sphagnum fimbriatum aus der Schilderung und den Abbildungen von Guignard[2]) hervor. Kurzum bei allen Muscineen dürfte der grösste Theil des Kinoplasma der Spermatozoiden in den Cilien vertreten sein.

Auffallend ist es, wie verhältnissmässig gut die reifenden und reifen Spermatozoiden im Herbarmaterial erhalten sein können. Bedingung ist jedenfalls nur, dass die Pflanzen rasch getrocknet werden. Männliche Pflänzchen von Pellia calycina aufgeweicht, liessen leicht eine Befreiung des Antheridieninhalts zu, und die in ihren Mutterzellen eingeschlossenen Spermatozoiden färbten sich alsdann in Fuchsin-Jodgrün fast ebenso gut wie Alcohol-Material. Auch gelang es mir, auf diese Weise an aufgeweichtem Material von Aneura pinguis festzustellen, dass deren Spermatozoiden denjenigen von Pellia fast vollkommen gleichen.

Trotzdem Guignard und ich die Spermatozoiden der Muscineen bei der stärksten Vergrösserung untersuchten, konnten wir von einer weiteren Differenzirung im Innern des Bandes nichts erkennen. P. Schottländer giebt hingegen an, dass auch ihr Körper, wie bei den Farnkräutern, aus einer sich roth färbenden Grundsubstanz bestehe, die von einer blauen Spirale in sehr engen Windungen umlaufen wird[3]). Die Bilder bei Schottländer, welche diese

1) l. c. Taf. XIII und XIV.

2) l. c. Taf. III, Fig. 62 und 63.

3) l. c. p. 284.

Structur und Färbung besonders zur Darstellung bringen, zeigen die Spermatozoiden in Gestalt dicker, kurzer Stäbchen [1]). Schottländer hebt dann auch selbst hervor, dass diese Bilder gar keine Aehnlichkeit mit frei ausgeschwärmten Spermatozoiden besitzen. Die Schottländerschen Präparate waren mit Rabl'scher Flüssigkeit (3—4 Tropfen concentrirter Ameisensäure auf 100 ccm $^1/_3$-proc. Chromsäure) fixirt und in Paraffin eingebettet worden. An ausgeschwärmten Spermatozoiden, die er eintrocknen liess, gelang es ihm nicht, gleiche Doppelfärbungen zu erreichen. Es handelte sich somit im ersteren Falle um stark geschrumpfte Spermatozoiden, bei denen wohl in Betracht kommen konnte, ob nicht die Schrumpfung sowie der Einfluss der Rabl'schen Flüssigkeit und der Paraffineinbettung Dichtigkeitsunterschiede veranlasst habe, die in der Verschiedenheit der Färbung sich kundgeben. Denn dass es sich bei jener bevorzugten Aufspeicherung des blauen oder rothen Farbstoffes in den Sexualproducten nur um physikalische Vorgänge handle, liegt, wie schon Giercke [2]) hervorgehoben hat, nahe, anzunehmen. — Dieselbe Structur wie bei Aneura schildert Schottländer auch an eingetrockneten Spermatozoiden von Marchantia polymorpha, ausserdem sieht er an den Cilien zwei rothe Punkte, die er für die Centrosomen hält, die aber der Schilderung und Abbildung nach, eher alles Andere sein können.

Auch bei Chara foetida erhielt Schottländer [3]) an eingetrockneten Spermatozoiden „wenn auch keine Doppel-

---

1) l. c. Taf. IV, Fig. 5 u. 6.

2) Färberei zu mikroskopischen Zwecken. Zeitschr. f. mikr. Anat., Bd. II, 1885, p. 202 ff.

3) l. c. p. 291.

färbung, so doch eine genügende Differenzirung, um zu erkennen, dass das Spermatozoon aus einer für den blauen Farbstoff weniger empfänglichen Grundsubstanz, die sich nur schwach blau färbte, und aus einer sehr feinen und daher sehr schwer wahrnehmbaren dunkelblauen, spiraligen Hülle besteht". Dasselbe Ergebniss lieferten mit Joddämpfen oder mit Jodjodkalium fixirte Spermatozoiden. Ich habe dem entgegen früher schon hervorgehoben, wie die Spermatozoiden von Chara bei richtiger Behandlung so schön die rothe Färbung der beiden Enden, die blaue Färbung der vom Zellkern eingenommenen Mitte zeigen, dass man sie geradezu für Demonstrationszwecke verwenden kann.

Die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden bei den Muscineen weicht nur in untergeordneten Punkten von derjenigen bei den Characeen ab und alle Zweifel, welche über die von mir hier gegebene Deutung dieser Spermatozoiden noch fortbestehen könnten, müssen vor den Ergebnissen dieser Entwicklungsgeschichte weichen.

Meine Untersuchungen in dieser Richtung sind vollständig für Pellia calycina, ausserdem habe ich Polytrichum commune in Vergleich gezogen. Wie auch schon Guignard gezeigt hat, stimmt die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden von Pellia — er untersuchte Pellia epiphylla — mit derjenigen bei Characeen sehr nahe überein. Guignard fiel es nur auf, dass der Zellkern weniger an den mittleren Theilen der Anlage vorspringe, sich vielmehr von Anfang an seiner ganzen Masse nach strecke [1]). Thatsächlich bildet sich auch bei Pellia calycina zunächst ein stärker das Licht brechender Cytoplasmahöcker, den man mit Fuchsin-Jodgrün ausgeprägt roth färben kann, an dem einen

1) l. c. p. 65.

Aussenrande des Zellkerns. Aus ihm wachsen sofort, ganz wie bei Chara, die beiden Cilien hervor, in gleicher Richtung nach rückwärts. Während alsdann bei Chara der cilientragende Höcker zu einem Bande sich verlängert, bleibt er bei Pellia kurz. Die kinoplasmatische Substanz, welche bei Chara das Band bildet, wird hier eben vollständiger in der Bildung der Cilien aufgebraucht. — Ein hinterer Abschnitt aus Cytoplasma wird an dem Zellkern nicht angelegt, daher hat die Anlage überhaupt nicht jenes für Characeen charakteristische Stadium aufzuweisen, in welchem der Zellkern in seiner Gestalt noch kaum verändert, mit zwei bandförmigen Fortsätzen versehen erscheint. Wie wir festgestellt haben, sind freilich auch jene zwei bandförmigen Fortsätze an dem Zellkern der Spermatozoid-Anlagen der Characeen cytoplasmatischer Natur. — Da diese beiden cytoplasmatischen Abschnitte bei Muscineen nicht entwickelt werden, oder doch nur der vordere in geringer Länge zur Ausbildung gelangt, so scheint die Streckung des Zellkerns die Gesammtentwicklung des Spermatozoidenkörpers auszumachen. Dieser Zellkern ist zur Zeit, wo der vordere Cytoplasmahöcker auftritt und die Cilien ausgebildet werden, noch mit roth sich färbenden Kernkörperchen versehen, doch vor beginnender Streckung wird er bereits homogen. Diese Streckung des Zellkerns ist hier eine sehr bedeutende. Sie bringt den Spermatozoidkörper schliesslich zur gleichen Länge wie bei Characeen, wo jener Körper nur in seinem mittleren Abschnitte, in etwas mehr als der halben Gesammtlänge, von dem Zellkern eingenommen ist. Je zwei durch den letzten Theilungsschritt erzeugte Spermatozoidmutterzellen hängen fester zusammen und bleiben vereint beim Herausdrücken des Antheridiuminhalts, auch auf vorgerückten Stadien. Dieses Verhalten ist

verbreitet bei den Muscineen. Bei Pellia calycina fand ich die Spermatozoidanlagen stets so gerollt, dass sie innerhalb der Zellenpaare sich ihre vorderen Enden zukehrten. Dasselbe giebt Guignard[1]) als gewöhnliches Verhalten für Pellia epiphylla an. — Die Windungen der Anlage umfassen den mittleren körnigen Theil des sich intensiv roth färbenden Cytoplasma. Dasselbe zeigt sich vornehmlich längs des Spermatozoidenkörpers angesammelt. Mit fortschreitender Ausbildung der Spermatozoiden nimmt diese körnige Plasmamasse ab. An den fast fertigen Spermatozoiden bildet sie nur noch einen dünnen Beleg an der Innenseite des mittleren Theiles, schwillt aber zu grösserer Dicke an der Innenseite des hinteren Theiles an. Stärke ist in dieser Masse nicht vertreten. Später wird die Innenseite des mittleren Theiles des Spermatozoids von dem cytoplasmatischen Beleg ganz befreit, der hintere Theil behält denselben. Das Spermatozoid von Pellia calycina nimmt keine Blase, doch diesen cytoplasmatischen Beleg mit auf den Weg. Der im Fuchsin-Jodgrün-Gemisch sich blau färbende Zellkern ist bis an das äusserste verjüngte Ende des Spermatozoidkörpers zu verfolgen, doch kommt es vor, dass der cytoplasmatische Beleg, statt an dem hinteren Ende des Spermatozoidenkörpers aufzuhören, sich über denselben hinaus noch verlängert, auch wohl an der Innenseite des letzten Körperabschnittes fehlt und denselben nur als Anhang fortsetzt; alles unwesentliche Modificationen, die nichts an der Thatsache ändern, dass der Zellkern der Spermatozoiden bei Muscineen, sowie bei Filicoideen, bis an das hinterste Ende des Spermatozoidkörpers reicht. Körniges Cytoplasma wird aber nicht in Bläschenform, wie bei Filicoideen, vielmehr in Gestalt eines körnigen Belegs von

---

1) l. c. p. 66.

den Spermatozoiden mit auf den Weg genommen. Einen dünnen Cytoplasmabeleg um den ganzen Spermatozoidkörper nachzuweisen, wollte mir ebensowenig wie Guignard[1]) gelingen.

P. Schottländer[2]) will „Attractionssphären oder wenigstens deren Centrosomen“ innerhalb der Antheridien von Marchantia, in allen Stadien der Entwicklung beobachtet haben. Es mögen ihm in den Theilungsbildern in der That diese Elemente vorgelegen haben. Dass ich andererseits die „den Cilien der Spermatozoiden anliegenden rothen Körperchen“, die Schottländer beobachtet haben will, als Centrosomen gelten lassen kann, habe ich zuvor schon hervorgehoben.

Guignard wirft sich, durch Pellia epiphylla hierzu veranlasst, die Frage auf[3]), welche Ursache wohl die so frühzeitige Ausbildung der Cilien an den Spermatozoidanlagen bestimme, während die Spermatozoiden diese Cilien doch erst im Augenblicke der Befreiung brauchen. Da das vordere Ende der Anlage eine ganz besondere Verlängerung erfährt, so meint Guignard, sei eine frühzeitige Fertigstellung der Cilien nothwendig, damit sie von diesem Ende, an dem sie ja befestigt sind, nachgezogen werden können. Ich möchte annehmen, dass die Anlage der Cilien hier und ebenso bei verschiedenen Schwärmsporen und Gameten, in demjenigen Augenblicke erfolgt, wo die Centrosphäre des nach aussen rückenden Zellkerns die Oberfläche erreicht. Sie fällt daher in ein frühes Stadium. Durch die nachfolgende Streckung der Spermatozoidanlage wird die Ursprungsstelle der Cilien von dem kinetischen Centrum jedenfalls entfernt. Auch bei Schwärm-

1) l. c. p. 66.
2) l. c. p. 286, 298.
3) l. c. p. 67.

sporen und Gameten treten die Cilien schon frühzeitig hervor, ungeachtet dort eine Rücksicht auf spätere Streckungsvorgänge kaum zu nehmen ist; immerhin mag diese frühzeitige Anlage im Sinne Guignard's bei der späteren Streckung der Spermatozoiden Vortheile gewähren.

Auch die an den Spermatozoiden der Muscineen gewonnenen Resultate bestärken uns somit in der Ansicht, dass drei Elemente des Protoplasma: der Zellkern, die Centrosphäre und das Kinoplasma, an der Befruchtung betheiligt sind. Von diesem Standpunkte aus werden uns nunmehr auch die Erscheinungen verständlicher, die uns die Phanerogamen bieten.

In der ersten Abhandlung dieses Heftes, welche das Verhalten des Pollens und den Befruchtungsvorgang bei den Gymnospermen behandelte, kamen wir zu dem Ergebniss, dass der Inhalt einer generativen Zelle des Pollenschlauches in das Ei übertritt. Dieser übertretende Inhalt besteht aus dem Zellkern, wie sich annehmen lässt auch aus den Centrosphären, und ausserdem aus einem Theil des Cytoplasma. Dieser Theil war nicht näher zu bezeichnen, nur so viel festzustellen, dass die Hautschicht der generativen Zelle und ein anderer Theil ihres Cytoplasma im Pollenschlauch zurückbleibt. Den in das Ei übertretenden Theil des Cytoplasma können wir wohl jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit als aus Kinoplasma bestehend bezeichnen. Ob ausserdem noch metaplasmatische Einschlüsse der generativen Zelle des Pollenschlauches, eiweissartige Massen, mit in das Ei übergehen, dürfte für den Befruchtungsvorgang selbst nicht von Bedeutung sein. Ist doch bei den Coniferen nicht allein das Cytoplasma der männlichen Zelle und des Eies, es sind vielmehr auch die Zellkerne beider mit Nahrungsstoffen voll-

gepfropft. Interessant ist, zu constatiren, dass aus den generativen Zellen des Pollenschlauchs der Gymnospermen die Stärke stets gebannt bleibt, ähnlich, wie wir schon die Chromatophoren aus den Spermatozoiden der Algen, bei fortschreitender Reduction derselben auf die nothwendigen Befruchtungselemente eliminirt sahen. Denn das Fehlen solcher Chromatophoren in den generativen Zellen des Pollenschlauchs bei den Gymnospermen ist es jedenfalls, was eine Bildung von Stärke auch dort ausschliesst.

In vieler Beziehung einfacher und daher auch für das Verständniss klarer liegen die Verhältnisse in den generativen Zellen der Pollenschläuche bei den Angiospermen. In ihnen treten uns die befruchtenden Elemente des Cytoplasma so deutlich entgegen, dass sie selbst wieder einen Rückschluss auf die Spermatozoiden der Archegoniaten gestatten und zur Bestätigung, Bestärkung und Ergänzung der dort gewonnenen Ergebnisse beitragen können.

Halten wir uns an das am vollständigsten durchforschte Object, Lilium Martagon, wie es in der neuesten Publication von Guignard[1]) sich darstellt. Das Pollenkorn theilt sich in bekannter Weise[2]) in die grössere vegetative und die kleinere generative Zelle. Die generative Zelle wird frei und zeigt die Gestalt einer Linse oder einer Mondsichel, deren Mitte vom Zellkern eingenommen wird. Ihr Cytoplasma ist leicht von demjenigen der vegetativen Zelle zu unterscheiden. Es überzieht den Zellkern seitlich nur mit einer dünnen Lage, an den Enden desselben ist es kappenförmig angesammelt. Der Zellkern der vegetativen wie der

---

1) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, 1891, p. 163.

2) Vergl. E. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung, 1877, p. 18.

generativen Zelle wird, wie Guignard nachgewiesen hat[1]), von je einem Centrosphären-Paar begleitet. Es ist in der generativen Zelle an dem einen Ende des ellipsoidischen Zellkerns angebracht[2]). In dem Pollenschlauch führt die generative Zelle eine Theilung aus. Mit Fuchsin-Methylgrün lässt sich stets die Grenze des Cytoplasma der generativen Zellen nachweisen. Dieses Cytoplasma färbt sich lebhaft rosenroth[3]), die Zellkerne derselben Zellen intensiv blau. So eine generative Zelle im Pollenschlauch der Angiospermen, mit ihrem langgezogenen Zellkern, ihrem fast nur auf die Enden eingeschränkten Cytoplasma steht recht nahe den Spermatozoiden der Characeen, welche den Zellkern in dem mittleren Abschnitt ihres Körpers bergen. Was wir aber bei den Spermatozoiden der Kryptogamen aus theoretischen Gründen annehmen mussten, hier lässt es sich beweisen: Die Zellkerne solcher generativen Zellen werden von Centrosphären begleitet. Was liegt andererseits näher, als jenes wenige, fast homogene Cytoplasma, welches die generative Zelle im Pollenschlauch der Angiospermen führt, der Hauptsache nach, ja vielleicht ausschliesslich, für Kinoplasma zu erklären. Chromatophoren und somit auch Stärke fehlen auch bei den Angiospermen den generativen Zellen stets. — Die vordere generative Zelle des Pollenschlauchs, die ihre Centrosphären an dem Vorderende ihres Zellkerns führt, muss, so wie auch letzterer, sich noch bedeutend strecken, um die Mikropyle der Samenknospe zu passiren. Dann wird die erweichte Spitze des Pollenschlauchs durchsetzt; das Centrosphärenpaar geht voran. Man bemerkt auch dann, giebt

---

1) l. c. p. 177.
2) Vergl. die Figur 27, Taf. X, bei Guignard, l. c.
3) Guignard, l. c. p. 177.

Guignard[1]) an, noch eine dünne Cytoplasmaschicht um dasselbe, „deren Ursprung durch die Reagentien nicht mehr sicher festzustellen ist; von der man aber allen Grund anzunehmen hat, dass sie dem Protoplasma der generativen Zelle entspricht". Es sei aber nicht möglich, meint Guignard, zu unterscheiden, ob alles Cytoplasma, was jener generativen Zelle zukam, in das Ei eindringe, da man es nicht mehr so sicher wie sonst unterscheiden kann. „Spielt dieses Plasma auch keine wesentliche Rolle bei der Befruchtung", fügt Guignard endlich hinzu, „so dient es doch als Substratum dem Zellkern und den sphères directrices; es genügt schliesslich, dass das protoplasmatische Element der männlichen Zelle durch die letzten beiden Körper vertreten sei". — Bei der geringen Menge von Cytoplasma, welche die männliche Zelle führt, könnte man geneigt sein, es für Kinoplasma allein zu halten, da aber bei Gymnospermen nicht die Gesammtmasse des Cytoplasma der männlichen Zelle aus Kinoplasma besteht, so dürfte es bei den Angiospermen vielleicht auch nicht anders sein.

Da die Angiospermen zwei Centrosphären an dem vegetativen wie an dem generativen Zellkerne führen, so wird die Vereinigung der Centrosomen des Spermakerns und des Eikerns bei der Befruchtung ganz ähnlich wie im Thierreiche vollzogen[2]). Es verschmilzt je eine Centrosphäre des Spermakerns mit je einer Centrosphäre des Eikerns, so dass der Keimkern im Resultat nur wieder über ein Centrosphärenpaar verfügt.

Ziehen wir nunmehr aus allen unseren Beobachtungen

1) l. c. p. 194.

2) Vergl. H. Fol, Le quadrille des centres. Archives des sc. phys. et nat. de Genève, 3. sér., T. XXV, p. 393.

und Erörterungen den gemeinsamen Schluss, so muss derselbe lauten, dass an dem Befruchtungsvorgang bei den Pflanzen drei Bestandtheile des Protoplasma betheiligt sind: der Zellkern, die Centrosphären und das Kinoplasma. Dieser Schluss lässt die Anwendung auf alle bisher bekannt gewordenen Fälle zu.

Dieser Schluss gilt möglicherweise auch über das Pflanzenreich hinaus und es kommt ihm vielleicht dieselbe Bedeutung im ganzen organischen Reiche zu, überall dort, wo geschlechtliche Differenzirung sich vollzogen hat. Seine Uebereinstimmung würde dann aus den Eigenschaften des Substrates sich mit derselben Nothwendigkeit wie für die Vorgänge der Kerntheilung ergeben, um die typischen Fälle eventuell in ähnlicher Weise schwanken, wie es bei Kerntheilungsvorgängen der Fall ist.

Für die Geltung der hier gezogenen Schlüsse auch im Thierreich schöpfe ich Anknüpfungspunkte in der Auerbach-schen Abhandlung „Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen“ [1]). Bei Anwendung rothblauer Farbengemische von ähnlicher Zusammensetzung, wie unser Fuchsin-Jodgrün, wurde an den untersuchten Spermatozoiden der „Kopf“ blau, das „Mittelstück“ und der „Schwanz“ hingegen roth gefärbt. Die sehr kleinen Spermatozoiden oder „Spermien“, wie Auerbach die Samenfäden nennen möchte, des Karpfens besitzen „einen kugelförmigen Kopf“, welchem an einem Punkte ein abgerundetes, kugelförmiges Knötchen, das Mittelstück, aufsitzt, und an letzterem hängt der viel dünnere, äusserst fein fadenförmige Schwanz [2]). Nach tinc-

1) Stzber. d. Berl. Akad. d. Wiss., Bd. XXXV, 1891, p. 713.
2) l. c. p. 719.

tioneller Uebereinstimmung gehören hier Mittelstück und Schwanz zusammen und färben sich cytoplasmatisch, während der Kopf die Kernfärbung annimmt. Die reifen Spermatozoen der Urodelen und besonders der Tritonen, die wegen ihrer verhältnissmässig bedeutenden Grösse auffallen, wurden von den angewandten Farbstoffgemischen auch so tingirt, dass der pfriemenförmige Kopf blau, das Mittelstück und der Schwanz roth erschienen [1]), und so auch nahm der stabförmige Kopf der kleineren und zarteren Spermatozoiden der Frösche blaue, der fädige Anhang rothe Färbung an [2]). Weiter constatirte Auerbach das gleiche Verhalten für die Spermatozoiden von Lacerta agilis: der pfriemenförmige, leicht S-förmig gebogene Kopf erschien blau, der Schwanzanhang in rothen Tönen [3]). Ebenso verhielten sich die Spermatozoiden bei Gallus domesticus [4]), und auch beim Kaninchen wurde der Kopf der Spermatozoiden rein blau, der Schwanzanhang mehr oder weniger intensiv roth gefärbt [5]).

Auerbach verfolgt in seiner Abhandlung über die Chromatophilie der Keimsubstanzen den Zweck, die constante Verschiedenheit in der Färbung zwischen den Zellkernen der männlichen und weiblichen Sexualzellen nachzuweisen. Er meint, der sexuelle Gegensatz sei begründet auf zwei Substanzen, die sich qualitativ dadurch unterscheiden, dass die männliche in dem von ihm definirten Sinne kyanophiler, die weibliche erythrophiler ist [6]). Ich habe dieser Auffassung gegenüber in meinem vorausgehenden Aufsatze über das Ver-

---

1) l. c. p. 737.
2) l. c. p. 738.
3) l. c. p. 745.
4) l. c. p. 746.
5) l. c. p. 747.
6) l. c. p. 749.

halten der Pollenkörner und über die Befruchtung bei den Gymnospermen bereits Stellung genommen und verweise hiermit auf die dort gegebene Begründung. Hinzufügen muss ich aber noch an dieser Stelle, dass die Verschiedenheit des Zustandes, in welcher sich der weibliche und der männliche Kern befinden, und welche Veranlassung zu der verschiedenen Farbenreaction der Spermatozoiden und der Eikerne geben, nicht so weit im organischen Reiche zurückgreift, wie die geschlechtliche Differenzirung. Zwei gleich gestaltete copulirende Gameten der Chlorophyceen haben auch völlig gleich reagirende Zellkerne aufzuweisen und erst mit fortschreitender Reduction, welche das Volumen des Spermatozoids im Verhältniss zum Ei erfährt, mit seiner besonderen Anpassung an locomotorische Functionen, die mit einer Streckung des Körpers und einer dieselbe begleitenden Verdichtung der Kernsubstanz verbunden ist, treten auch die Verschiedenheiten in den Farbenreactionen auf. Es ist klar, dass die Vereinigung von zwei gleich gebauten, mit gleich reagirenden Zellkernen versehenen Gameten kein anderer Vorgang ist als die Vereinigung eines kyanophilen Spermatozoids mit einem erythrophilen Ei, das Wesen der Befruchtung kann somit nicht in diesem Gegensatze liegen.

Ziehen wir aus den Angaben von Auerbach diejenigen Folgerungen, zu denen wir uns auf Grund unserer Erfahrungen für berechtigt halten, so kommen wir zu dem allgemeinen Schlusse, dass in den Spermatozoiden der Thiere, sowie denjenigen der Pflanzen, ausser dem Zellkern Kinoplasma vertreten ist. Diesem Kinoplasma gehören bei thierischen Spermatozoiden das Mittelstück und der Schwanz, bei pflanzlichen Spermatozoiden der vordere Abschnitt und die Cilien an.

Das Centrosom dürfte im Mittelstück der Spermatozoiden

liegen. Schon Flemming hatte bemerkt, dass der Kopf der Spermatozoiden der Echinodermen sich oft innerhalb des Eies umdreht, so dass sein stumpfes Ende nach der Eimitte sieht[1]). Diese Umdrehung findet nach O. Hertwig schon bald nach dem Eindringen in den Dotter statt, und das dem Centrum des Eies nunmehr zugekehrte „Halsende" ist es, an dem sich die Strahlung ausbildet[2]). Hiermit ist die Stelle bezeichnet, welche das kinetische Centrum in den in Betracht kommenden Spermatozoiden einnimmt. Bei Schmetterlingen hat dem entgegen Platner[3]) das Centrosom an die Vorderseite des Kopfes verwiesen, doch zu dieser Angabe stimmen nicht die Beobachtungen von Henking[4]), welche zeigten, dass die Strahlung an dem Spermakopf im Ei sich bei Piëris brassicae an dem hinteren Ende, da wo der Schwanz ansetzt, bildet. In den pflanzlichen Spermatozoiden kann die Centrosphäre nur vor dem Zellkern, also in dem vorderen Abschnitt des Samenfadens liegen. In den Spermatozoiden der Archegoniaten ist zum Mindesten eine andere Möglichkeit ausgeschlossen, da ja der Zellkern bis an das Ende der hintersten Windung reicht. Mit diesem Unterschied in der Lage des kinetischen Centrums wird es zusammenhängen, dass die geschilderten thierischen Spermatozoiden ihre Geissel an dem

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Theil. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XX, 1881, p. 17.

2) Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, 1884, p. 41, auch Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVIII, N. F. Bd. XI.

3) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889, p. 199.

4) Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IL, 1890, p. 527.

hinteren Ende, die pflanzlichen ihre Cilien an dem vorderen Abschnitt tragen. Es stützt dieses Verhalten nur wieder die Vorstellung, die wir uns über die Beziehung der Cilien zu dem kinetischen Centrum gebildet haben.

Auf sonstige an den Samenfäden der Thiere beobachteten Structurverhältnisse, die zum Theil noch der Klärung bedürfen, hier einzugehen, kann nicht meine Aufgabe sein, und verweise ich vornehmlich auf eine Abhandlung von Ballowitz, welche auch auf die übrige Litteratur hinleitet[1]). Hervorheben möchte ich aber eine Angabe von Ballowitz, die mir für die Beziehung der Geissel zum kinetischen Centrum wiederum nicht ohne Bedeutung scheint, die nämlich, dass die Geissel der Säugethierspermatozoen einen feinen Achsenfaden aufweist, der auch das Mittelstück des Körpers (Verbindungsstück der Geissel) durchsetzt und mit einem Endknöpfchen am Hinterrand des Kopfes anschliesst[2]). Das Mittelstück des Körpers besitzt nach Ballowitz eine Hülle, die aus einer abgeplatteten, den Achsenfaden in engen regelmässigen Windungen umgebenden Spiralbildung besteht, deren Lücken von einer Zwischensubstanz ausgefüllt werden[3]). Schottländer erblickt eine gewisse Aehnlichkeit zwischen dieser spiraligen Hülle und den von ihm an pflanzlichen Spermatozoiden beschriebenen Structuren. Er denkt, sie könnten beide in Beziehung zu dem Bewegungsmechanismus stehen. An pflanzlichen Spermatozoiden haben wir, wie gesagt, nichts von einer solchen Structur erkennen können; an den Säugethierspermatozoiden mag ihr locomotorische Be-

---

1) Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LII, 1891, p. 217.

2) l. c. p. 254, 267, 272.

3) l. c. p. 228 u. a. m.

deutung zukommen. Sie trifft in ihrer Ausbildung bei den Säugethierspermatozoiden einen Körperabschnitt, den wir nur mit dem vorderen Abschnitt der pflanzlichen Spermatozoiden vergleichen könnten und somit eine Substanz, die wir für Kinoplasma halten müssten.

Für die Betheiligung des Kinoplasma am Aufbau der thierischen Spermatozoiden lassen sich auch die Angaben verwerthen, welche über das Verhalten des Nebenkerns bei denselben gemacht worden sind. Der Nebenkern der Spermatocyten geht nach v. La Valette St. George[1]) aus einer Verdichtung des Cytoplasma hervor. Er betheiligt sich an den Kerntheilungsvorgängen und tritt aller Wahrscheinlichkeit nach in die Bildung der Spindelfasern ein. Aus einem Rest der letzteren, beziehungsweise der Verbindungsfasern, wird er nach vollzogener Theilung dann wieder erzeugt. Bei dem gemeinen Weiden-Blattkäfer (Phratora vitellinae), der als erstes Beispiel dienen mag, wächst aus dem Nebenkern der Spermatozoiden, ähnlich wie aus dem Kinoplasma pflanzlicher Spermatozoiden, ein langer Faden hervor. Der Nebenkern nimmt eine lanzettliche Form an und legt sich dem Zellkern dicht an. Er verbindet sich mit demselben. So entsteht aus Nebenkern und Kern der Kopf des Samenkörpers. Eine Cytoplasmaschicht soll sich ausserdem noch dem Faden anlegen und unter Umständen als zweiter

1) Ich verweise im Besonderen auf die beiden letzten Veröffentlichungen von v. La Valette St. George über diesen Gegenstand, und zwar: Spermatologische Beiträge, Vierte Mittheilung, Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XXVIII, p. 1, und Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia, Festschrift für v. Koelliker, 1887. Dort die übrige Litteratur.



Faden sich von demselben ablösen. Daraus zieht v. La Valette einen Schluss, der zu unseren an Pflanzen gewonnenen Resultaten sehr gut stimmen würde, dass, „wie vielleicht auch der Kopf, der Faden des Spermatosoms allgemein von einer besonderen Cytoplasmaschicht eingehüllt werde". — Bei Forficula auricularia theilt sich der Nebenkern der Spermatozoiden in zwei gleich grosse kugelige Körper. Diese beiden Körper treten dicht zusammen, werden birnförmig und treiben an dem Zellpole, der dem Zellkern gegenüber liegt, einen Faden aus. In der Bildung dieses Fadens gehen sie schliesslich auf. Der Zellkern wird allmählich kleiner und verwandelt sich in ein ovales Körperchen mit dunkler Spitze und einem dunklen Korn am Grunde, das mit dem Faden in Verbindung tritt. Der Zellkern wächst dann schliesslich zu einem Stäbchen aus. Der reife Samenfaden besteht dementsprechend aus einem starren, stäbchenförmigen Kopf und einem lebhaft undulirenden Faden. — Im Wesentlichen entsprechend klingen auch die Angaben von Platner[1]) über die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoen bei den Schmetterlingen und von Henking[2]) bei der Feuerwanze (Pyrrhocoris apterus), doch kann ich auf dieselben nur hinweisen.

Wir haben als Kinoplasma diejenige Substanz im Protoplasma bezeichnet, welche die Strahlungen um die Centrosphären, die Spindelfasern und die Verbindungsfäden bildet. Wir liessen diese Substanz in die Bildung der pflanzlichen

1) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung, Samenbildung und Zelltheilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889, p. 799.

2) Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LI, 1891, p. 716.

Spermatozoiden eingehen und haben geschlossen, dass sie am Befruchtungsvorgang betheiligt sei. Wir erfahren jetzt, dass auch in die Bildung thierischer Spermatozoiden ein Bestandtheil des Cytoplasma eingreift, von dem es heisst, dass er während der Theilung der Spermatozoiden eine unverkennbare Beziehung zu den Spindelfasern zeige.

Auch bei thierischen Spermatozoiden geht aus dieser Substanz der Faden (Geissel, Schwanz) hervor. Man könnte hieraus den Schluss ziehen, diese Substanz sei nur zu locomotorischen Zwecken den Spermatozoiden zugetheilt, wenn sie nicht an pflanzlichen Spermatozoiden die Insertionsstelle der Cilien überragen, ja unter Umständen sich, wie bei Marsilia, weit über dieselbe hinaus fortsetzen würde, und wenn wir sie nicht auch an den unbeweglichen Spermatozoiden der Florideen, sowie den generativen Zellen der Phanerogamen wiedergefunden hätten.

Jedenfalls wird aber diese Substanz in nur geringer Menge mit den spermatischen Elementen der nachfolgenden Generation zugetheilt, nicht so wie der Zellkern, der als ein abgeschlossenes, eine bestimmte Summe differenter Eigenschaften vertretendes Ganze auf die Nachkommen übertragen wird. Es kommt somit beim Kinoplasma allem Anschein nach darauf an, nur die Substanz als solche in das Ei einzuführen, damit sie sich dort durch Assimilation weiter vermehre und mit dem Kinoplasma des Eies vermische, dazu beitrage, etwaige Gegensätze des Substrats auszugleichen, in dem sich die von den Centrosphären und dem Zellkern angeregten Vorgänge abzuspielen haben.

Seitdem festgestellt wurde, dass bei dem Befruchtungsvorgang die Centrosphären betheiligt sind, hat es nicht an Angriffen gegen die herrschenden Befruchtungstheorien gefehlt,

nicht an Versuchen, dieselben als völlig verkehrt und unbegründet zurückzuweisen. Denn jene Theorien verlegten den Schwerpunkt in die Vereinigung der Zellkerne und konnten es auch nicht anders, solange es schien, dass diese allein sich im Befruchtungsact vereinigen. Da lag es auch nahe, den Zellkern für den alleinigen Träger der erblichen Eigenschaften zu halten und seine subtilen Theilungsvorgänge in Beziehung zu dieser seiner Eigenschaft zu bringen. Jetzt hat sich der Standpunkt insofern verändert, als gezeigt worden ist, dass ausser dem Zellkern auch die Centrosphären, und wie wir in dieser Arbeit zu beweisen suchten, auch das Kinoplasma im Befruchtungsact zur Vereinigung kommt. Ist damit aber wirklich ein triftiger Grund geschaffen, den Zellkern seiner aus früheren Untersuchungen erschlossenen Bedeutung zu entkleiden? — Ich glaube das nicht. Die sorgfältigen Vorbereitungen, welche getroffen werden, um den männlichen und den weiblichen Zellkern in einer gleichen Anzahl von Segmenten zu vereinigen, die genaue Halbirung der Kernsubstanz bei jedem Theilungsschritt, sie sprechen beredt für jene Bedeutung, welche dem Zellkern in der Befruchtungstheorie bis jetzt beigelegt wurde. Ueber die Rolle der Centrosphären können wir uns ja auch bereits eine Vorstellung bilden, sie stellen die kinetischen Centren dar, von welchen die Impulse für die Kerntheilung, beziehungsweise auch für die Zelltheilung ausgehen. Was das Kinoplasma anbetrifft, so halten wir es für diejenige Substanz der Zelle, welche die von den Centrosphären und Zellkernen ausgehenden Impulse fortzuleiten hat und die specifisch bewegliche Substanz im Protoplasma darstellt. Auch dieses Kinoplasma wird als wichtigster Bestandtheil des Cytoplasma bei jedem Theilungsschritt der Zellen halbirt. Diese Halbirung wird nicht so genau wie diejenige der Chromosomen ausge-

führt, liefert aber doch, durch Quertheilung der regelmässig angeordneten Kinoplasmafäden, der Masse nach annähernd gleiche Producte. Ohne Kinoplasma wäre, da die Spindelfasern und Verbindungsfäden aus demselben hervorgehen, weder eine Kerntheilung, noch bei den Pflanzen eine Zelltheilung möglich. Die durch Zellkerne, Centrosphären und bestimmte Kinoplasmamengen gebildeten Einheiten könnten wir sehr gut als Energiden bezeichnen, welche Bezeichnung Sachs[1]) für „einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma“ vorgeschlagen hat. Solche Energiden würden uns in anderer als der Zellform bei den nicht cellulären vielkernigen Organismen, so auch in den vielkernigen protoplasmatischen Wandbelegen der Embryosäcke der Phanerogamen, entgegentreten, wo bei jedem Theilungsschritt der Centrosphären und Zellkerne auch eine entsprechende Halbirung der Verbindungsfäden, somit des zugehörigen Kinoplasma, vor sich geht. Solche, auf die activen Elemente beschränkte Energiden würden auch die Spermatozoiden sein, in der Befruchtung aber eine, in ihren Folgen förderliche Verschmelzung zweier solcher Energiden vorliegen.

Die Veränderung, welche der Zellkern erfährt, um in die Bildung der Spermatozoiden der Characeen und Archegoniaten einzugehen, musste von Neuem in mir die Frage anregen, wie es mit der Selbständigkeit der Kernsegmente oder Chromosomen bei solcher Aenderung beschaffen sei. Die Zellkerne in den Spermatozoidmutterzellen der Characeen und Archegoniaten werden während ihrer Streckung ganz homogen, und es lässt sich im Innern schliesslich weder mit

1) Physiologische Notizen. II. Beiträge zur Zellentheorie, a) Energiden und Zellen. Flora, 1892, Heft I, p. 57.

Zuhilfenahme der besten und stärksten Vergrösserungen, noch auch bei Einwirkung chemischer Reagentien etwas von einer Sonderung erkennen, die auf das Fortbestehen individualisirter Chromosomen hinweisen könnte. Verfolgt man im Einzelnen die Veränderungen, welche der Zellkern der Spermatozoidmutterzelle bei seiner Ausbildung zum Spermatozoidenkern erfährt, so findet man, dass er nicht etwa erst in die grobfädige Structur, wie zu Beginn einer Kerntheilung, eintritt, dass er somit auch nicht etwa ein Chromosom sein kann, das sich streckt, auch nicht mehrere Chromosomen, die sich aneinanderreihen, es geht vielmehr der homogene langgestreckte Zustand direct aus dem feinmaschigen Ruhestadium hervor. Es schwinden dabei alle körnigen Bildungen, die Maschen werden enger und verschmelzen schliesslich zu einer für unsere Beobachtungsmittel homogenen Masse. Im Innern des Eies nimmt der Zellkern des Spermatozoids, wie dies die wenig zahlreichen Erfahrungen aus dem Pflanzenreich [1]) und die weit zahlreicheren aus dem Thierreich lehren, zunächst die Structur eines ruhenden Zellkerns wieder an, aus welchem, mit Antritt der Anaphasen, sich dieselbe Zahl von Chromosomen wieder heraussondert, wie sie in dem Zellkern der Spermatozoidmutterzellen bei dessen Entstehung nachzuweisen war. Diese Thatsachen lehren somit, dass aus einem durch Verschmelzung der Kernfäden homogen gewordenen oder doch uns homogen er-

---

1) Bei Pilularia globulifera beobachtet von Douglas H. Campbell, The Development of Pilularia globulifera. Ann. of Botany, Vol. II, 1888—1889, p. 249, und von Guignard, Observations sur le pollen des Cycadées, Journ. de Bot., T. III, 1889, p. 235; bei Farnen von Douglas H. Campbell, On the Prothallium and Embryo of Osmunda claytoniana and O. cinnamomea, Ann. of Botany, Vol. VI, 1892, p. 70.

scheinenden Zellkerne die Chromosomen in typisch vorbestimmter Anzahl sich wieder heraussondern und dass somit auch aus der bestimmten Anzahl von Chromosomen, die in aufeinanderfolgenden Kerntheilungen wiederkehrt, noch nicht mit Nothwendigkeit ihr getrenntes Fortbestehen in den Ruhestadien folgt. — Ursprünglich dachte ich denn auch, von richtigen Erwägungen geleitet, annehmen zu müssen, dass im ruhenden Zellkern ein continuirliches Gerüstwerk vorhanden sei, und dass die einzelnen Chromosomen ihre morphologische Selbständigkeit in diesem Gerüstwerk verlieren. Unter dem Einfluss der Rabl'schen Publication [1]) gab ich später diesen Standpunkt auf. Ich glaubte mich dabei auch auf gewisse Erfahrungen, die ich an Zellkernen des Endosperms und der Pollenmutterzellen, die ich mit Eau de Javelle behandelt hatte, machte, stützen zu können [2]). Seitdem sind mir an der Beweiskraft der damals gewonnenen Bilder wieder Zweifel erwachsen, im Besonderen schon deshalb, weil ich vornehmlich Zellkerne noch im Knäuelstadium und nicht im vollen Ruhezustand untersucht hatte. Guignard bemühte sich inzwischen vergeblich, bei einem relativ sehr günstigen Object, dem ruhenden Zellkern der Pollenmutterzellen von Ceratozamia mexicana, freie Fadenenden aufzufinden [3]). Mir wollte das nunmehr in den Pollenmutterzellen von Ceratozamia longifolia, auch mit Eau de Javelle, nicht mehr gelingen. Ein für mich einst maassgebender Gesichtspunkt, es wäre das Aufeinandertreffen der Segmentenden in den Tochterkernen kaum zu begreifen, wenn ein Verschmelzen aller Segmente zu einem einzigen Faden erfolgen sollte, hat in meinen

1) Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrb., Bd. X, p. 227.

2) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Histol. Beiträge, Heft I, 1888, p. 36.

3) Observations sur le pollen des Cycadées. Journ. de Bot., T. III, 1889, p. 230.

Augen seitdem an Bedeutung verloren. Denn bei der Verschmelzung der Chromosomen braucht eben nicht ein einziger Kernfaden, vielmehr nur ein Gerüstwerk zu entstehen, in welchem freie Enden fehlen. So sehe ich mich denn veranlasst, durch die an Spermatozoiden gesammelten Erfahrungen besonders bestimmt, auf meinen ursprünglichen Standpunkt zurückzukehren und mit Guignard[1]) anzunehmen, dass die morphologische Selbständigkeit der Chromosomen im Ruhestadium des Zellkerns nicht gewahrt bleibt. In diesem Sinne hat sich aus gewichtigen Gründen auch Oskar Hertwig in seinem „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden" erklärt[2]). Gegen die Autonomie der Chromosomen spricht ebenfalls die plötzliche Zahlenänderung, welcher sie unter Umständen fähig sind. So hat Guignard im Embryosack der Liliaceen eine plötzliche Zunahme der Chromosomenzahl des Antipodenkerns nachweisen können[3]). Er sucht diese Erscheinung mit einer stärkeren Ernährung dieses Zellkerns im unteren Embryosackende in Verbindung zu bringen, der auch zwei bis drei Mal grösser wird als sein Schwesterkern im oberen Embryosackende. — Sollen wir nach alledem aber annehmen, dass im Ruhestadium des Zellkerns eine Vermischung und gegenseitige Durchdringung der Substanzen aller Chromosomen vor sich geht und die Chromosomen der aufeinander folgenden Theilungsschritte einander in stofflicher Zusammensetzung somit nicht entsprechen? Das scheint mir nicht statthaft zu sein. Vergleicht man vielmehr am freigelegten Wandbeleg eines Embryosackes der Angiospermen

1) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sc. nat., 7. sér., T. XIV, 1891, p. 253.

2) Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890, Sep.-Abdr. p. 104.

3) l. c. p. 188 u. 255.

die zahlreichen Theilungsbilder, die uns, wie auf einer Musterkarte, die aufeinander folgenden Theilungsstadien völlig gleicher Zellkerne, gewissermaassen wie die Theilungsstadien eines und desselben Zellkerns vorführen, so wird man zu der Ansicht gedrängt, dass es dieselben Chromosomen sind, die aus jedem Ruhezustande sich von neuem heraussondern. Die Anaphasen der Theilungsbilder gleichen so sehr den Prophasen und die nächstfolgenden Prophasen wieder den vorausgehenden Anaphasen, dass man die Ueberzeugung gewinnt, dass es das netzartige Sichausbreiten und fadenförmige Zusammenziehen stets derselben Chromosomen ist, das uns in den aufeinander folgenden Bildern gegenübertritt. Es mag somit nach Umständen die Chromosomenzahl verringert werden durch Aneinanderreihung der Elemente zuvor getrennter Chromosomen, oder vermehrt werden durch Trennung innerhalb einer zuvor zu einem Chromosom vereinigten Reihe, die Aufeinanderfolge der constituirenden Elemente in den Chromosomen dürfte dabei gewahrt bleiben. Das scheint mir aus den Bildern der aufeinander folgenden Theilungsschritte direct hervorzugehen, während es sich in der That fragen kann, ob die Trennungen bei der Sonderung stets aus derselben Stelle erfolgen und somit der Lage nach einander entsprechende Chromosomen stets dieselbe Zahl von Elementen besitzen und an derselben Stelle aufhören und beginnen. Unter allen Umständen müssen wir uns aber vorstellen, dass der, zuerst von Roux[1]) besonders scharf formulirten Ansicht gemäss, die Chromosomen aus aufeinander folgenden Elementen verschiedener Qualität bestehen, da ja sonst der so subtile mitotische Kerntheilungsvorgang überflüssig wäre. Fände in jedem Zellkern zur Ruhezeit eine Vermischung und gegenseitige Durchdringung aller Elemente statt, so würde mit einer Durchschnürung,

1) Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren, 1883, p. 15.

die ja bei sorgfältiger Ausführung auch quantitativ gleiche Hälften liefern könnte, auch die qualitative Theilung erreicht. Sicher würde dann auch durch natürliche Zuchtwahl ein solcher Theilungsvorgang als der einfachere zur Herrschaft gelangt sein. — Auf weitere Hypothesen über den Werth der einzelnen in einem Chromosom vertretenen Elemente will ich mich hier nicht einlassen. Sehr wohl könnten diese hypothetischen Elemente den von Weismann vorgeschlagenen Namen der Iden, die aus denselben zusammengesetzten Chromosomen dann denjenigen der Idanten führen [1]). Doch möchte ich diese Bezeichnungen vornehmlich nur im physiologischen Sinne gebraucht sehen, den Namen Chromosomen hingegen in der morphologischen Histologie beibehalten wissen.

So mussten denn auch aus den Deutungen, welche mit der Längsspaltung der Chromosomen verknüpft wurden, unsere Vorstellungen über die Bedeutung des Zellkerns als des Trägers erblicher Eigenschaften und damit auch unsere Anschauungen über seine Rolle im Befruchtungsact erwachsen. Den Nutzeffect des Befruchtungsvorgangs als solchen verlegte Weismann vor Allem in die Schaffung neuer Combinationen als Angriffspunkte für die natürliche Zuchtwahl [2]). Bei der Befruchtung wird die Vererbungssubstanz zweier Individuen in einem neuen zusammengebracht; durch die Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen aber immer neue Mischungen geschaffen, unter welchen die Naturzüchtung die Auswahl treffen kann. Eine wesentliche Stütze seiner Auffassung glaubte Weismann [3]) in den Vorgängen finden zu können,

1) Amphimixis oder die Vermischung der Individuen, 1891, p. 39.

2) l. c. p. 47.

3) Vergl. Amphimixis, p. 20 ff.

wie sie neuerdings bei der Samen- und Eibildung im Thierreich sichergestellt worden sind [1]). Die vorausgehende Verdoppelung der Chromosomen in der Grossmuttersamenzelle und der Grossmuttereizelle (dem Eie vor Bildung der „Richtungszellen“), die bei der Samenbildung wie bei der Eireifung hierauf folgenden zwei Reductionstheilungen, welche diese Zahl der Chromosomen auf ihren vierten Theil herabsetzen, deutete Weismann als das Bestreben, eine möglichst vielgestaltige Mischung der vom Vater und von der Mutter herstammenden Vererbungs-Einheiten herbeizuführen [2]). In der That würden die Reductionstheilungen bei der Reifung der Geschlechtsproducte eine wesentliche Stütze der Weismann'schen Theorie bilden, wenn beliebige ganze Chromosomen bei dieser Theilungsart auf die Theilungsproducte übergehen sollten. Das scheint nun aber nicht der Fall zu sein. Es geht vielmehr aus den Untersuchungen von Boveri [3]) und neuerdings auch von August Brauer [4]), wohl sicher hervor, dass auch die Producte einer doppelten Längsspaltung der Chromosomen in den Grossmuttersamenzellen und Grossmuttereizellen, bei den „Reductionstheilungen“ ganz in derselben Weise wie bei sonstigen mitotischen Kerntheilungen auf die Nachkommen vertheilt

1) Die Uebereinstimmung der Vorgänge zwischen Samenbildung und Eibildung hat Oskar Hertwig in seiner bedeutsamen Arbeit über Ei- und Samenbildung bei Nematoden (Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVI) endgiltig klargelegt und damit auch die definitive Lösung der controversen Frage nach der Bedeutung der Richtungskörper gegeben.

2) Amphimixis, p. 43.

3) Zellen-Studien, Heft I, 1887, p. 13 ff., 77 u. Heft III, 1890, p. 51.

4) Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Anhang zu den Abh. der Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1892.

werden, jede der vier Samenzellen somit, und so auch das Ei und die drei Richtungszellen, je ein Spaltungsproduct derselben Chromosomen erhalten [1]). Die Theilungsvorgänge, die als „Reductionstheilungen" bezeichnet werden, sind somit, wie das schon Boveri [2]) und August Brauer [3]) hervorheben, nur dadurch ausgezeichnet, dass zwei Längsspaltungen eines jeden Chromosomen auf einmal die Spaltungsproducte für zwei aufeinander folgende Kerntheilungen liefern, während sie sonst mit je einer Längsspaltung bei jedem der beiden Theilungsschritte betheiligt wären. Folgt hieraus aber, dass auch im Thierreich die Bildung der Geschlechtskerne bis zuletzt auf Längsspaltung der Chromosomen beruht und dass auch dort die Theilungsproducte im Resultat gleiche Schwestersegmente erhalten, so ist damit eine Uebereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen im Pflanzenreich gegeben. Denn für letzteres ist es, auf Grund meiner eigenen und Guignard's [4]) Untersuchungen, sicher, dass ein anderer Theilungsmodus der Chromosomen, als der genannte, an keiner Stelle in die geschlechtlichen Vorgänge eingreift. Dieser Theilungsmodus stimmt durchaus mit demjenigen in vegetativen Zellen überein und fehlt jeder Anknüpfungspunkt zu einer anderweitigen Umdeutung desselben. Ich halte somit jetzt noch wie früher, von den sichtbaren Vorgängen der mitotischen Kerntheilung ausgehend, daran fest, dass eine solche Theilung völlig gleiche Producte liefert. Da-

1) l. c. p. 19—26.

2) l. c. p. 52.

3) l. c. p. 51.

4) Vergl. besonders meine Abhandlung Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, 1888, p. 233, und Guignard, Nouvelles études sur la fécondation, Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, p. 243.

mit will ich aber durchaus nicht der Auffassung von Weismann entgegentreten, dass die Befruchtung durch die Vermischung individuell verschiedener Vererbungstendenzen denjenigen Betrag an individueller Variabilität sichert, der für die phyletische Entwicklung der Organismenwelt durch Selectionsprocesse nothwendig ist[1]); neben dieser Auffassung möchte ich nur die von mir früher schon vertretene zur Geltung bringen, dass der Befruchtungsvorgang auch eine ausgleichende Wirkung habe. Schaffung neuer, innerhalb bestimmter Grenzen sich haltender Combinationen auf der einen, Ausgleich extremer individueller Abweichungen, welche das Fortbestehen der Nachkommen unter den gegebenen Bedingungen, welchen die Art angepasst ist, gefährden würden, auf der anderen Seite, das halte ich für die Vortheile, welche aus dem Befruchtungsvorgang für die organische Welt sich ergeben.

Eine bestimmte und zwar gleiche Zahl von Chromosomen wird nachgewiesenermaassen bei Thieren wie bei Pflanzen im Befruchtungsvorgang zusammengeführt. Sie hat die augenfällige Bedeutung, gleiche Mengen von Kernsubstanz der beiden Eltern im Keimkern zur Vereinigung zu bringen. Ganz eigene Einflüsse müssen sich bei der Fixirung jener bestimmten Chromosomenzahl geltend machen, und kaum merkliche Ursachen scheinen zu genügen, um diese Zahl wieder zu ändern. So haben wir schon erwähnt, dass der Antipodenkern im Embryosack der Lilien mit einer grösseren Zahl von Chromosomen plötzlich in die Anaphasen tritt, während sein innerhalb desselben Cytoplasma befindlicher Schwesterkern, der den Eiapparat im oberen Embryosackende zu liefern hat, seine fixirte Chromosomenzahl behält[2]).

1) Amphimixis, p. 48, 135 u. a. m.
2) Guignard, Nouvelles études, p. 187.

Wie ich seinerzeit nachweisen konnte [1]), beträgt die Zahl der Chromosomen in dem vegetativen Zellkern von Allium 16, in dem generativen Zellkern 8. — Guignard konnte feststellen [2]), dass bei Lilien die Zellkerne der vegetativen Sphäre ganz allgemein 24 Chromosomen führen, während die generativen Zellkerne deren 12 aufweisen. Die Reduction der vegetativen Zahl der Chromosomen auf die Hälfte der generativen erfolgt für die männliche Sphäre ganz unvermittelt in den Pollenmutterzellen, in der weiblichen in dem Archespor, der Embryosackmutterzelle. Bei Eintritt in die Anaphase wird in den beiden Zellen die bestimmte Zahl der Chromosomen sichtbar, ohne sonstige Vermittlung, da die vorausgehenden Theilungsschritte die doppelte Chromosomenzahl aufweisen. Diese Reduction ist nicht etwa mit einer entsprechenden Verminderung der Kernsubstanz verbunden, es fällt vielmehr auf, dass diese den Ausgangspunkt für die generative Differenzirung bildenden Zellkerne besonders gross und inhaltsreich sind. Also nicht Substanzarmuth, wenigstens nicht Armuth an Chromatin ist es, welche hier die Zahl der Chromosomen verringert. Durch solchen Chromatinreichthum ist aber jedenfalls die rasche Aufeinanderfolge der Theilungen in diesen Zellkernen bedingt, dadurch ausgezeichnet, dass die Ruhestadien fehlen. Ganz ähnliche Erscheinungen kehren im Thierreiche bei der Samenbildung und Eibildung wieder und zeigen, dass es sich abermals um eine Erscheinung von allgemeiner Tragweite handelt. August Brauer [3]) sucht die Ursache der beiden in den Muttersamen-

---

1) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, 1888, p. 243.

2) l. c. p. 245.

3) l. c. p. 57.

zellen und Muttereizellen gewisser Thiere beobachteten, unmittelbar aufeinander folgenden Längsspaltungen der Chromosomen in dem Vorhandensein einer nur halben Anzahl von Chromosomen bei sich gleich gebliebener Menge der Chromatinmasse. Dieser Erklärungsversuch könnte auch im Pflanzenreiche für die beiden Theilungen zutreffen, die in den Pollenmutterzellen erfolgen. Sollte aber die volle, für die vegetative Sphäre gültige Zahl von Chromosomen, wie sie in dem Keimkern durch Vereinigung der Chromosomen von Spermakern und Eikern zu Stande kommt, als solche von irgend welcher Bedeutung sein für die Möglichkeit der Weiterentwicklung, so könnte das ja erklären, warum im Pflanzenreiche Parthenogenesis nicht vorkommt. Denn gegen Weismann[1]) muss ich bemerken, dass echte Parthenogenesis, das heisst die Weiterentwicklung eines unbefruchtet gebliebenen Eies, weder bei Archegoniaten, noch bei Phanerogamen im Pflanzenreiche bekannt ist. Was dort als solche gedeutet wurde, ist Adventivkeimbildung, besonders prägnant ausgebildet bei Angiospermen in denjenigen Fällen, wo ein Nucellarhöcker in den Embryosack hineinwächst und dort zu einem keimähnlichen Gebilde ausgestaltet wird[2]). Für das Pflanzenreich kennen wir nur einen Fall, wie es scheint, echter Parthenogenesis, nämlich bei Chara crinita[3]). Da nun andererseits kein Beispiel im Pflanzenreiche vorliegt, wo durch zweimalige Längsspaltung der Chromosomen in derselben Anaphase eine Generation weiblicher Zellen mit der vollen, in der vegetativen Sphäre giltigen Zahl der Chromo-

1) Amphimixis, p. 95, 174.

2) Vergl. meine Abhandlung über Polyembryonie, Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XII, 1878, p. 647.

3) Alex. Braun, Parthenogenesis, Abhandl. der Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1856, p. 337; de Bary, Zur Keimungsgeschichte der Characeen, Bot. Ztg., 1875, Sp. 379.

somen ausgestattet wäre, so ist auch in keinem Falle ein Zustand gegeben, der mit jener Zahl den Ausgangspunkt einer embryonalen Entwicklung abgeben könnte. Es liesse sich ja denken, dass die volle Zahl der Chromosomen, wie sie innerhalb des Eies gewisser Thiere durch die vorausgehende Doppelspaltung, nach Anlage der ersten Richtungszelle, geschaffen wird, die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung erhöht, dass eben diese Chromosomen unter besonders günstigen Ernährungsbedingungen auch durch ihre Zahl in jener Richtung anregend wirken. Doch ist nicht zu vergessen, dass, wie Blochmann[1]) und Platner[2]) gezeigt haben, Parthenogenesis im Thierreiche nicht immer an die Bildung von nur einer Richtungszelle gebunden ist.

So mögen es denn noch andere zunächst unbekannte Ursachen sein, welche unter Umständen das thierische Ei über die Hindernisse, die einer parthenogenetischen Entwicklung entgegenstehen und die durch irgend welchen Mangel an activer Substanz veranlasst sind, hinweghelfen, im Allgemeinen wird aber das Unterbleiben der Keimbildung aus dem Ei ohne vorausgegangene Befruchtung, ebenso wie im Beginn der geschlechtlichen Differenzirung bei den Gameten, dadurch bedingt sein, dass jener Complex activer protoplasmatischer Substanz, den wir als Energide bezeichnet haben, durch fortgesetzte Theilung unter das entwicklungsfähige Maass gebracht worden ist.

---

1) Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphol. Jahrb., Bd. XV, 1889.

2) Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centralbl., Bd. VIII, 1889, p. 521.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1—7. Sphacelaria scoparia.
Vergr. 540.

Fig. 1—7. Theilungszustände der Zellen, an den Zellkernen die Astrosphären mit den Centrosomen und die Strahlung in dem angrenzenden Cytoplasma zeigend. In Fig. 6 die Scheitelzelle eines Langtriebes bald nach Abgrenzung einer Zweigscheitelzelle.

Fig. 8—14. Oedogonium tumidulum.
Vergr. 540.

Fig. 8—14. Anlage einer Schwärmspore im Sporangium in allen Entwicklungsstadien. In Fig. 14 die Mundstelle schräg von oben.

Fig. 15 und 16. Vaucheria sessilis.

Fig. 15. Eine Schwärmspore 25 mal vergrössert.

Fig. 16. Ein Theil an der Oberfläche dieser Schwärmspore im optischen Durchschnitt. Mit Osmiumsäure fixirt und mit Boraxcarmin gefärbt. Vergr. 800.

Fig. 17—19. Cladophora laetevirens.
Vergr. 800.

Fig. 17. Partie des Wandbelegs an einer ruhenden Zelle, ein Zellkern und mehrere Pyrenoïden zeigend. Neben dem Zellkern rechts wohl eine Centrosphäre.

Fig. 18 und 19. Ein Zustand während der Schwärmsporenbildung; in Fig. 18 von oben, in Fig. 19 im optischen Durchschnitt.

Fig. 20 und 21. Sphaerella pluvialis.
Vergr. 540.

Fig. 20. Eine Schwärmspore.
Fig. 21. Schwärmsporenbildung aus dem Inhalt einer Ruhezelle.

Fig. 22—25. Chara fragilis.
Vergr. 520.

Fig. 22—24. Spermatozoiden mit Osmiumsäure-Dämpfen fixirt. Der den Zellkern führende Abschnitt dunkler gehalten.
Fig. 25. Ein Spermatozoid nach lang andauernder Aufbewahrung in Jodjodkalium. Der vordere Abschnitt und die Cilien unverändert, der übrige Körper verquollen.

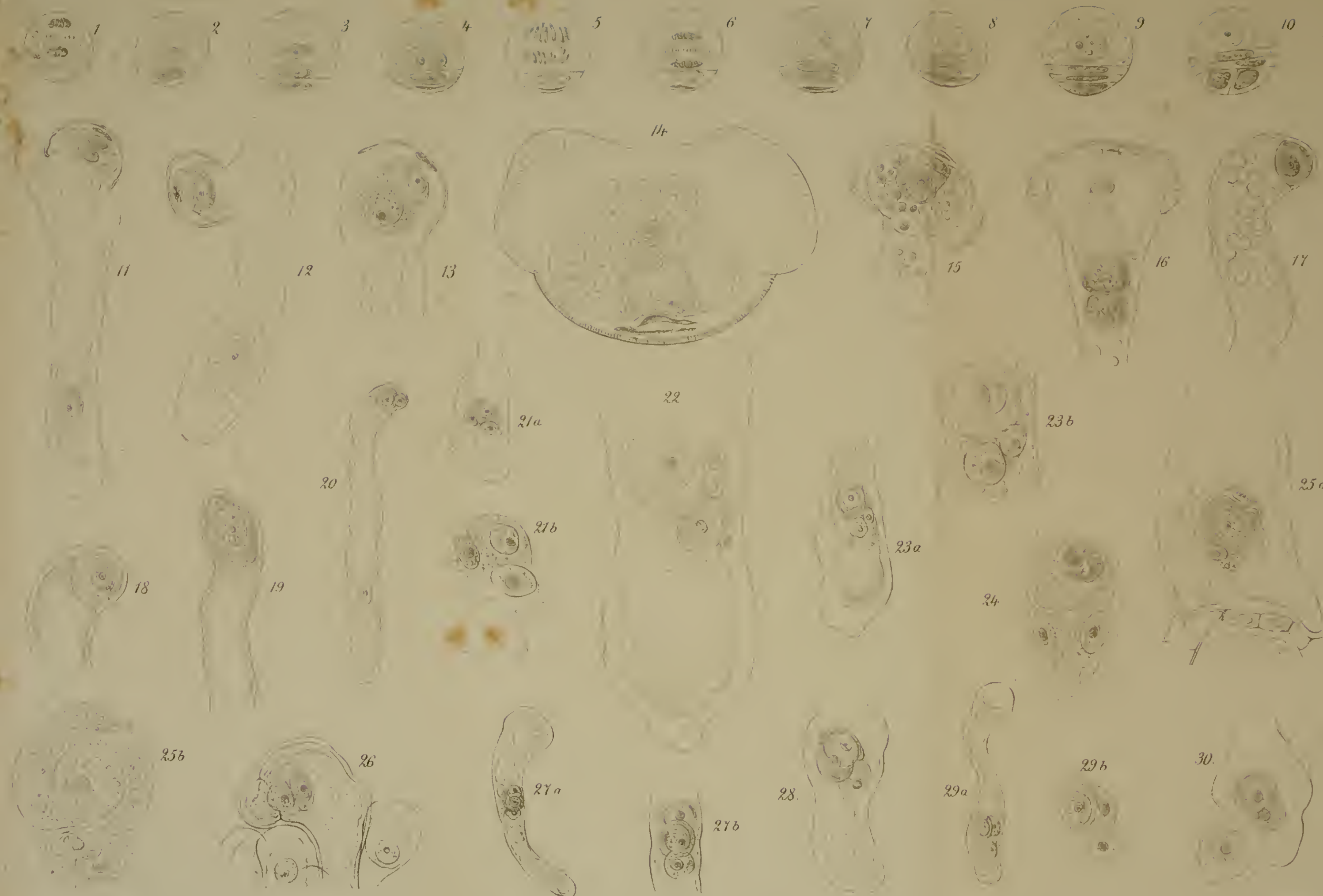
Fig. 26—28. Phegopteris Giesbrechtii.
Vergr. 540.

Fig. 26—28. Spermatozoiden mit Osmiumsäure-Dämpfen fixirt. Der den Zellkern führende Abschnitt dunkler gehalten.

Fig. 29—31. Marsilia vestita.

Fig. 29—31. Spermatozoiden mit Osmiumsäure-Dämpfen fixirt. Fig. 29 und 30 1000mal, Fig. 31 800mal vergrössert.

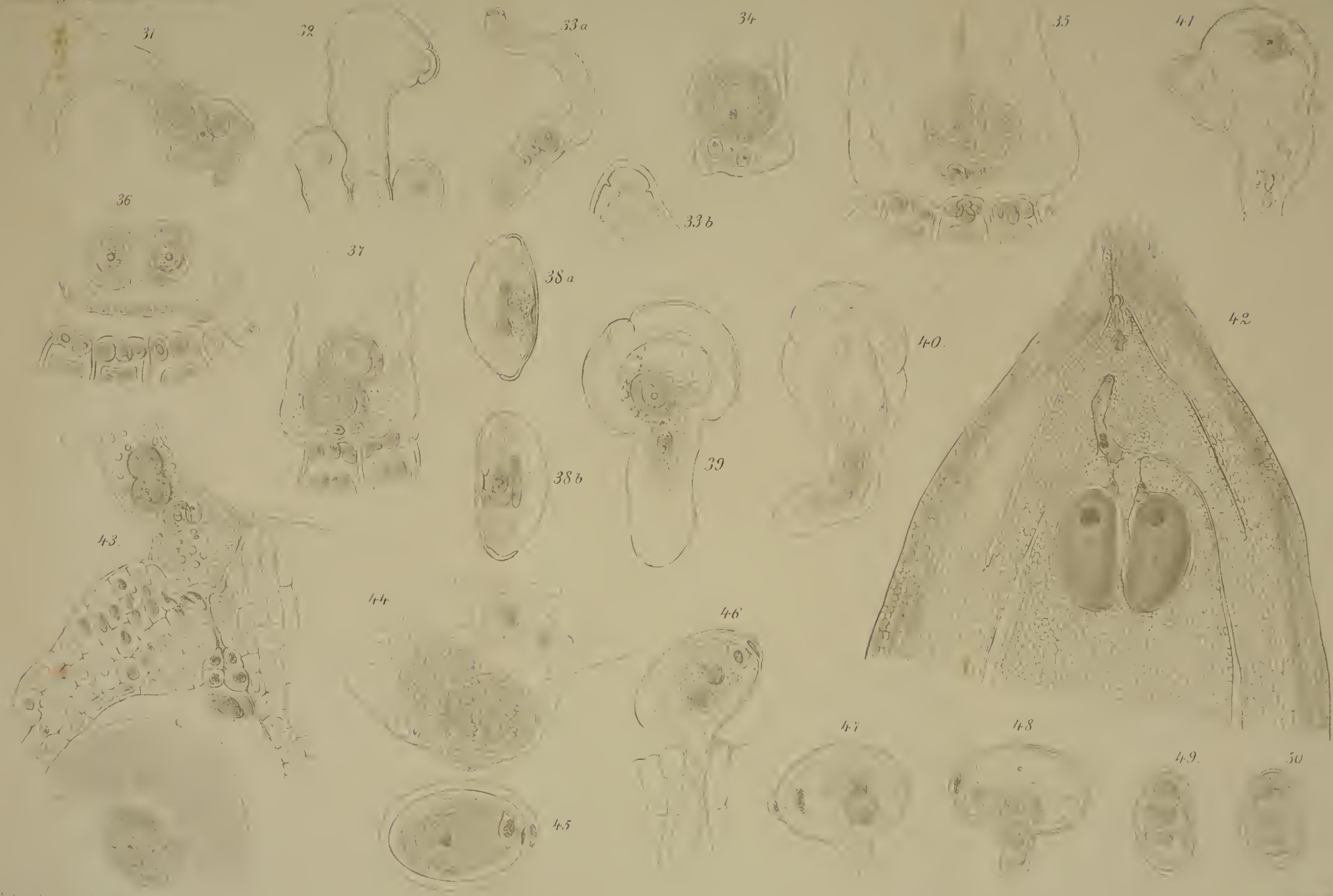
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1093

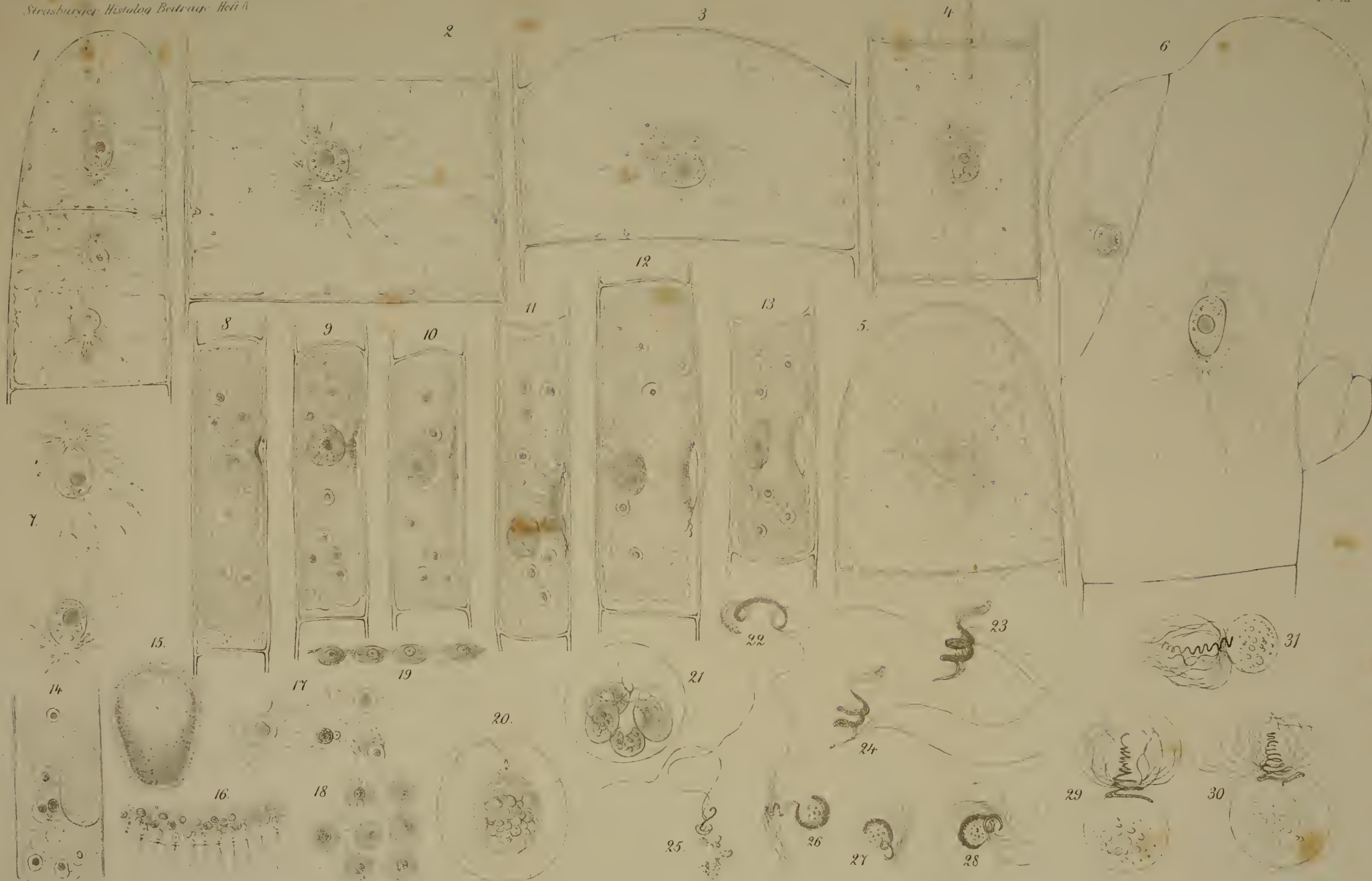


Ed. Strasburger ad n

v Gustav Fischer in

E. L


31
32
33 a
33 b
34
35
41
36
37
38 a
38 b
39
40.
42
43.
44
45
46
47
48
49.
50
F.J. Strasburger ad nat del



Ed. Strasburger del.
Verlag v Gustav Fischer in Jena

Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.

Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.

Von

Eduard Strasburger,

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1892.

Dieser Band bildet zugleich Heft IV der **Histologischen Beiträge** von Dr. Eduard Strasburger, Professor an der Universität Bonn.

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft IV.

Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.

Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1892.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1093